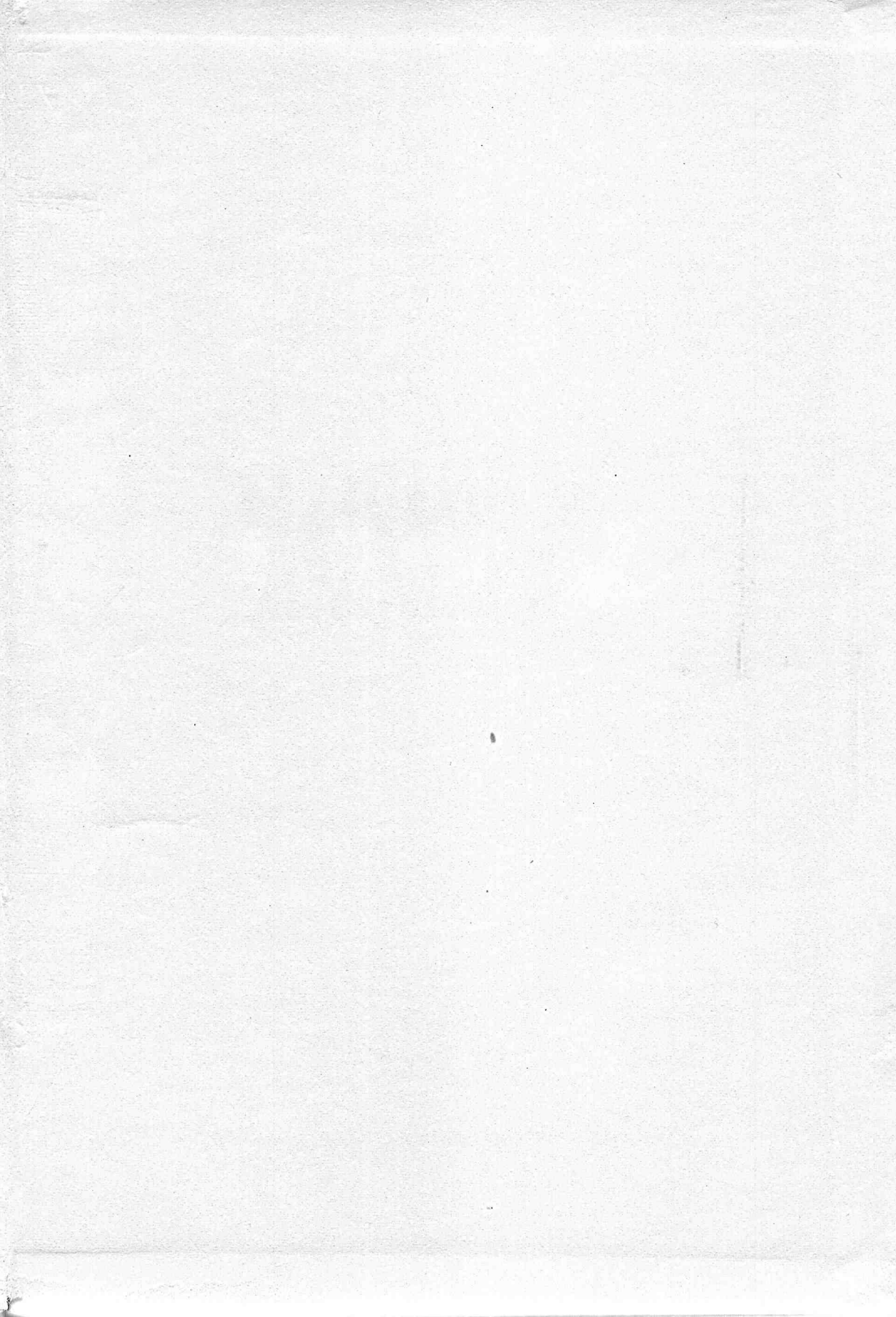


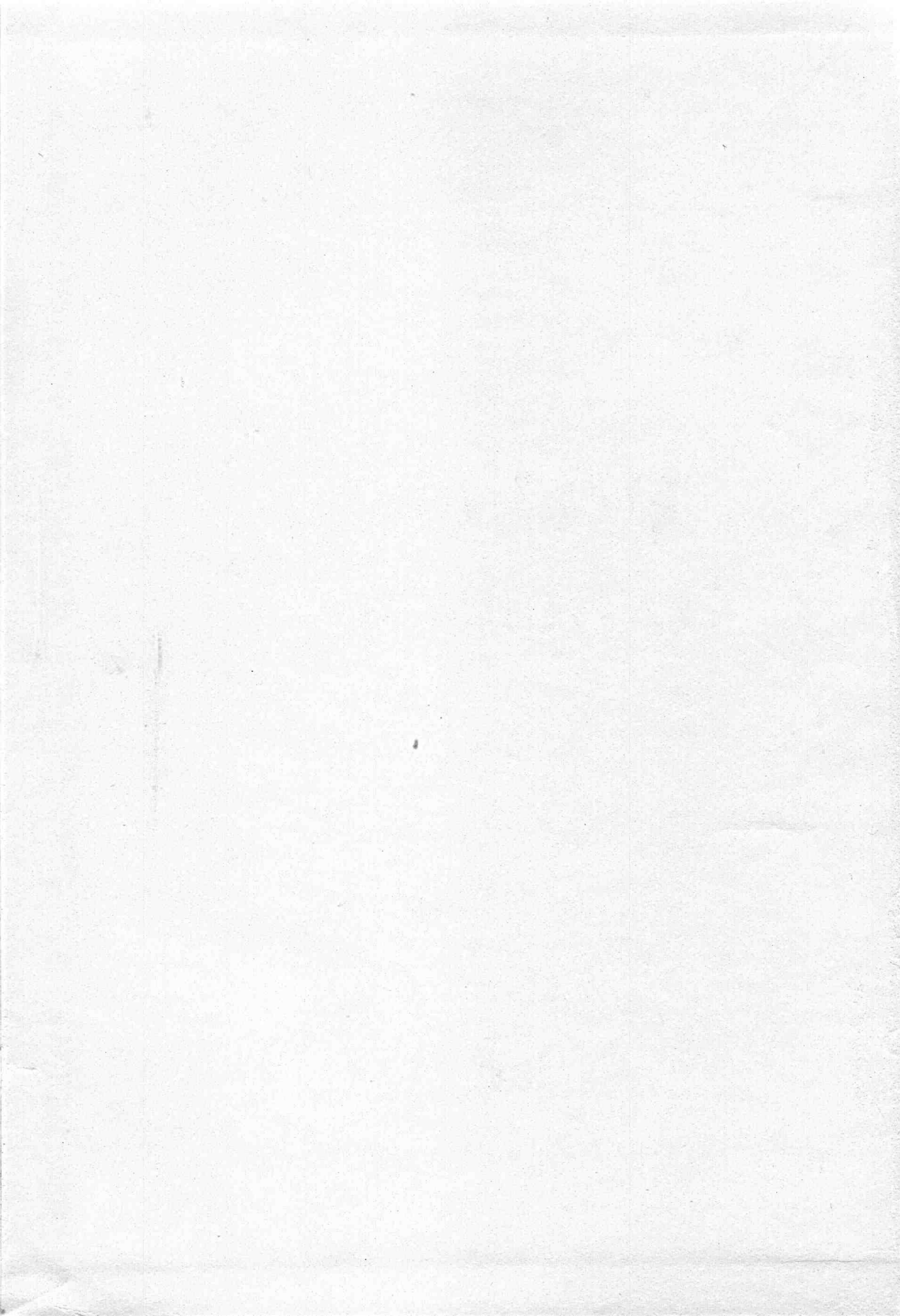
DUMITRU I. ROȘCA

FIZIOLOGIE ANIMALĂ



EDITURA DIDACTICĂ ȘI PEDAGOGICĂ
BUCUREȘTI - 1977





MINISTERUL EDUCAȚIEI ȘI ÎNVĂȚĂMÎNTULUI

Prof. dr. doc. DUMITRU I. ROȘCA

FIZIOLOGIE ANIMALĂ



EDITURA DIDACTICĂ ȘI PEDAGOGICĂ – BUCUREȘTI

Referent științific:
Conf. dr. **GRIGORE STRUNGARU**

Redactor: AURELIA ANDREI
Tehnoredactor: ELENA PETRICĂ
Coperta: ALEXANDRU FRANCISC

PREFAȚĂ

Materialul prezentat în acest manual a fost întocmit pentru uzul studenților biologi și al profesorilor de biologie care se pregătesc pentru susținerea examenelor de definitivat sau de grad. De asemenea, el poate fi folosit și de către profesorii de biologie în cadrul activităților de reciclare, ca și de studenții în medicină, zootehnie și psihologie.

Publicarea manualului dă posibilitate autorului să traducă în viață indicațiile secretarului general al partidului privind relația între prelegere și manual: „Este necesar să ne adaptăm mai rapid cerințelor moderne, practicii din țările avansate, unde predarea cursului de către profesor este limitată la ceea ce a intervenit nou în explicarea unor fenomene care trebuie mai bine înțelese, lăsând pe student să citească singur manualul, să se deprindă să selecționeze din curs ceea ce îi este folositor” (Nicolae Ceaușescu — România pe drumul construirii societății socialiste multilateral dezvoltate. Vol. 5, p. 132, București, Edit. polit., 1971).

La întocmirea materialului s-au avut în vedere sarcinile ce revin disciplinelor biologice, în general și fiziologiei animale în particular, în procesul instructiv-educativ de formare a cadrelor de biologi, în condițiile revoluției științifice și tehnice actuale.

Conținutul acestei lucrări se bazează pe informația modernă de biofizică, biochimie, biologie moleculară și celulară, ca și pe toată zestrea faptică a fiziologiei animale, filtrată cu multă exigență.

Interpretarea și explicarea fenomenelor fiziologice se face de pe bazele materialismului dialectic, conferind astfel lucrării o ținută științifică corespunzătoare scopului pentru care a fost întocmită.

Organizarea internă a manualului pornește de la dezbaterea problemelor fiziologice de bază, comune sistemelor celulare, la cunoașterea mecanismelor funcționale complexe ale organismului animal și de la aceasta la analiza mecanismelor integrării, atât interne cât și externe a lui; fiecare grup de probleme tratate constituie o parte a lucrării.

Se urmărește astfel evoluția firească a fenomenelor fiziologice, de la simplu la complex, de la inferior la superior. În același timp se îmbogățește în mod treptat și gradat gândirea studentului cu noțiuni de fi-

ziologie din ce în ce mai complexe, pe măsura pregătirii sale anterioare, interpretate în lumina nivelului actual al cunoașterii biologice.

În locul prezentării narative, descriptive a fenomenelor fiziologice, s-a adoptat o discuție interpretativă a problemelor tratate care răspunde la fiecare pas întrebărilor „de ce”, „cum”, pe care „viața” le ridică.

O atenție deosebită s-a acordat cunoașterii mecanismelor de integrare (trofice, hormonale, nervoase), atât a sistemului celular cât și a sistemelor funcționale ale organismului pluricelular ca și integrării unitare a acestuia, valorificându-se informația cibernetică despre funcționarea sistemelor cu autoreglare, despre codificarea calitativă și cantitativă a informației, ca și zestrea fiziologiei despre aferență etc.

Într-un cadru grafic limitat, ne-am străduit permanent să subliniem evoluția și diversificarea mecanismelor vieții, fără să pierdem însă din vedere unitatea lor.

În multe capitole, textul a fost întregit și cu scheme de sinteză a unor mecanisme funcționale complexe prin care se urmărește trezirea interesului cititorului biolog și îndemnul la meditație. Utilizarea lor în cadrul prelegerilor ținute studenților biologi, ori profesorilor de biologie în perioadele de pregătire pentru grad sau reciclare, a fost apreciată ca fiind instructivă.

Prin elaborarea lucrării de față ne-am străduit să contribuim cât mai eficient la formarea unor cadre cu o concepție științifică despre lume și viață, cu o gândire biologică dinamică, capabili să se integreze rapid în activitatea de la locul de muncă, corespunzător sarcinilor complexe ce se desprind din Programul Partidului, din Documentele Congresului al XI-lea al P.C.R., ca și din acelea ale Congresului educației politice și al culturii socialiste. Pe lângă munca didactică, biologul trebuie să fie pregătit să facă față activității de cercetare și producție în domeniul protecției mediului înconjurător și a gospodăririi apelor, în valorificarea resurselor naturale și combaterea noxelor industriale. Fiziologia animalelor fiind disciplina care reflectă toate variațiile organismului animal în funcție de factorii de mediu, inclusiv de impactul uman, constituie baza teoretică a productivității biologice animale din natura spontană, ca și din terenurile cultivate.

În încheiere, adresez sincere mulțumiri colegilor, colaboratorilor și tuturor celor care m-au ajutat să redactez acest material.

AUTORUL

CUPRINS

Prefață	3
Abreviar	11

Partea I

SISTEMELE FUNCȚIONALE ALE INTEGRĂRII

1. Integrarea sistemului celular	14
1.1. Organizarea funcțională a celulelor	14
1.1.1. Noțiunea de structură funcțională	14
1.1.2. Structuri funcționale de bază.	15
1.1.2.1. Sistemul celular de membrane.	15
1.1.2.2. Matricea omogenă fundamentală—hialoplasma	18
1.1.2.3. Granulele refringente	18
1.1.3. Sistemul energetic celular	18
1.1.3.1. Mecanismele furnizoare de energie	20
1.1.3.2. Integrarea mecanismelor energetice celulare	22
1.1.3.3. Structurile celulare implicate în fenomenele de oxidare	23
1.1.4. Sistemul sintezei proteinelor	26
1.1.4.1. Condițiile necesare sintezei	27
1.1.4.2. Etapele sintezei proteice	28
1.1.4.3. Structurile intracelulare implicate în sinteza proteinelor	30
1.1.5. Sistemul motor nemuscular.	32
1.1.5.1. Centrozomul	33
1.1.5.2. Cilii și flagelii	34
1.1.6. Integrarea sistemului celular	37
1.1.6.1. Topobi chimia celulară	38
1.1.6.2. Reglarea enzimatică a vitezei reacțiilor metabolice	39
1.1.6.3. Mobilitatea intracelulară a elementelor structurale	40
1.2. Schimburile celulare	42
1.2.1. Celula, sistem deschis	42
1.2.2. Mediul intra- și extracelular	42
1.2.2.1. Mediul extracelular	42
1.2.2.2. Mediul intracelular	44

1.2.3. Permeabilitatea celulară	44
1.2.3.1. Factorii ce influențează permeabilitatea celulară	46
1.2.3.2. Mecanismele permeabilității celulare	48
1.2.3.3. Transportul activ	48
1.2.3.4. Reglarea permeabilității	54
1.2.3.5. Pinocitoza	57
1.2.3.6. Permeabilitatea epiteliilor	58
2. Integrarea organismului pluricelular	62
2.1. Mecanismele integrării	62
2.1.1. Sistemele trofo-integratoare	63
2.1.2. Sistemele stimulo-integratoare	63
2.1.3. Sistemul psiho-integrator	65
2.1.4. Funcționarea mecanismelor integratoare	65
2.2. Sistemul endocrin integrator	67
2.2.1. Hormonii	68
2.2.2. Funcția endocrină la nevertebrate	71
2.2.3. Sistemul endocrin al vertebratelor	75
2.2.3.1. Adenohipofiza	75
2.2.3.2. Neurohipofiza	78
2.2.3.3. Hipofiza intermediară	80
2.2.3.4. Epifiza	80
2.2.3.5. Timusul	81
2.2.3.6. Tiroida	81
2.2.3.7. Paratiroidele	84
2.2.3.8. Corticala suprarenală	85
2.2.3.9. Medulo-suprarenala	87
2.2.3.10. Pancreasul endocrin	88
2.2.3.11. Glandele genitale endocrine	89
2.3. Sistemul nervos integrator	91
2.3.1. Proprietăți funcționale ale fibrelor nervoase și ale nervilor	91
2.3.2. Mecanismele funcționale ale sistemului nervos	94
2.3.2.1. Actul reflex	94
2.3.2.2. Caracteristicile funcționale ale centrilor nervoși	96
2.3.3. Funcția senzitivă a sistemului nervos (analizorii)	105
2.3.3.1. Receptorii	106
2.3.3.2. Căile aferenței specifice	110
2.3.3.3. Centrii nervoși superiori de proiecție	111
2.3.3.4. Sensibilitatea cutanată	112
2.3.3.5. Sensibilitatea profundă	118
2.3.3.6. Sensibilitatea gustativă	119
2.3.3.7. Sensibilitatea olfactivă	122
2.3.3.8. Sensibilitatea auditivă	128
2.3.3.9. Sensibilitatea vestibulară	136
2.3.3.10. Sensibilitatea vizuală	138
2.3.3.11. Sensibilitatea electrică	151
2.3.4. Funcția motoare a sistemului nervos	153
2.3.4.1. Sistemul somato-motor	154
2.3.4.2. Sistemul motor vegetativ	171
2.3.4.3. Cortexul cerebral motor	179

2.3.4.4. Ierarhizarea funcțiilor în S.N.C.	182
2.3.4.5. Sistemul limbic	183
2.3.5. Activitatea nervoasă superioară	183
2.4. Sistemul de susținere	191
2.4.1. Exoscheletul nevertebratelor	192
2.4.2. Endoscheletul vertebratelor	194
2.5. Sistemul muscular	197
2.5.1. Fiziologia mușchilor striați scheletici	198
2.5.2. Mușchii netezi	218
3. Mecanisme funcționale de integrare în mediu	221
3.1. Locomoția	221
3.1.1. Mișcarea amiboidală	221
3.1.2. Mișcarea ciliară și flagelară.	223
3.1.3. Stațiunea și locomoția cu ajutorul mușchilor scheletici	223
3.1.3.1. Stațiunea omului și animalelor	224
3.1.3.2. Locomoția omului și animalelor	226
3.1.4. Locomoția terestră	228
3.1.4.1. Locomoția omului	228
3.1.4.2. Locomoția patrupedelor	229
3.1.5. Locomoția aeriană	233
3.1.6. Locomoția în apă	237
3.2. Fiziologia cromatoforilor	240
3.3. Bioluminescența.	245
3.4. Bioelectrogenza	256

Partea a II-a

MECANISMELE FUNCȚIONALE ALE NUTRIȚIEI

4. Mecanismele circulației	266
4.1. Lichidul circulant	267
4.1.1. Hidrolimfa—hemolimfa—singe	267
4.1.2. Funcțiile singelui	267
4.1.3. Componentele singelui	268
4.1.3.1. Plasma singelui — mediul intern	268
4.1.3.2. Elementele figurate.	271
4.1.4. Coagularea singelui	277
4.2. Sistemul vascular	279
4.3. Inima	281
4.3.1. Ciclurile cardiace	282
4.3.2. Circulația singelui prin inimă	290
4.3.3. Parametrii funcționării inimii	291
4.3.4. Reglarea funcționării inimii	294
4.3.4.1. Reglarea nervoasă	294
4.3.4.2. Reglarea umorală-hormonală	296
4.3.4.3. Reglarea neuro-hormonală.	297
4.4. Circulația singelui	297
4.4.1. Tipurile de circulație în seria animală	297
4.4.2. Circulația singelui la mamifere	298

4.5. Circulația limfei	307
4.6. Reglarea circulației	309
4.6.1. Fenomenele vasomotoare	309
4.6.2. Factorii vasomotricității	310
4.6.3. Sistemul nervos integrator	312
5. Mecanismele digestiei	316
5.1. Tipuri de nutriție în seria animală	317
5.2. Digestia intracelulară	317
5.3. Digestia la metazoare	319
5.3.1. Procesele secretorii ale tubului digestiv	320
5.3.2. Privire de ansamblu asupra proceselor secretoare digestive	332
5.3.3. Procesele motoare ale tubului digestiv	336
5.3.4. Digestia alimentelor în compartimentele tubului digestiv	344
5.3.5. Integrarea proceselor digestive	346
6. Mecanismele absorbției	349
6.1. Absorbția bucală	349
6.2. Absorbția gastrică	350
6.3. Absorbția în intestinul subțire	350
6.3.1. Factorii absorbției intestinale	350
6.3.2. Absorbția principiilor alimentare	352
6.3.3. Mecanismul absorbției intestinale	355
7. Mecanismele respirației	358
7.1. Schimbul de gaze între organism și mediu	358
7.1.1. Tipurile de respirație în seria animală	359
7.1.1.1. Respirația tegumentară	359
7.1.1.2. Respirația branhială	362
7.1.1.3. Respirația intestinală	364
7.1.1.4. Respirația traheală	365
7.1.1.5. Respirația pulmonară în seria animală	366
7.1.1.6. Respirația pulmonară a vertebratelor	367
7.2. Transportul gazelor. Funcția respiratoare a singelui	378
7.3. Respirația tisulară	386
7.4. Integrarea funcției respiratoare	386
7.5. Reglarea respirației	386
8. Mecanismele excreției	396
8.1. Mecanisme excretoare în seria animală	396
8.1.1. Excreția la protozoare	397
8.1.2. Excreția la metazoare	398
8.1.2.1. Excreția la nevertebrate	398
8.1.2.2. Excreția la vertebrate	401
8.2. Mictiunea	411
8.3. Sistemele excretoare extrarenale	414
8.3.1. Sistemul tegumentar	414

9. Metabolismul	417
9.1. Metabolismul intermediar	418
9.1.1. Metabolismul apei și sărurilor minerale	418
9.1.1.1. Metabolismul apei	418
9.1.1.2. Metabolismul sărurilor minerale	420
9.1.1.3. Integrarea și reglarea circuitului apei și sărurilor	422
9.1.1.4. Adaptări ale mecanismului reglator	424
9.1.2. Metabolismul glucidelor	425
9.1.3. Metabolismul lipidelor	428
9.1.4. Metabolismul protidelor	431
9.1.5. Interconversiunea principiilor alimentare	436
9.2. Metabolismul energetic	437
9.2.1. Măsurarea cheltuielilor energetice	438
9.2.2. Mărimea cheltuielilor energetice	440
9.2.2.1. Metabolismul bazal	441
9.2.2.2. Factorii ce influențează cheltuielile energetice	442
9.3. Termoreglarea	443
9.3.1. Animale poikiloterme	444
9.3.2. Animale homeoterme	446
9.3.2.1. Termoreglarea la homeoterme	447
9.3.2.2. Mecanismul integrator al termoreglării	451
9.3.3. Animalele hibernante	451
9.3.4. Stări de hipotermie provocată	452
9.4. Nevoile alimentare ale animalelor și ale omului	453
9.4.1. Regimuri alimentare	453
9.4.2. Nevoile plastice și acoperirea lor	454
9.4.2.1. Nevoile de proteine	454
9.4.2.2. Nevoile de lipoizi	457
9.4.3. Nevoile de săruri minerale și vitamine	457
9.4.4. Nevoile energetice și acoperirea lor	457
9.4.4.1. Nevoile de glucide	457
9.4.4.2. Nevoile de lipide	458
9.4.5. Compoziția rației alimentare	458
9.5. Reglarea aportului alimentar	460
9.5.1. Mecanismul reglator al consumului de alimente	461
9.5.2. Mecanismul reglator al consumului de apă	463
9.5.3. Inaniția și subnutriția	463

Partea a III-a

MECANISMELE REPRODUCERII

10. Fiziologia reproducerii	468
10.1. Funcționarea aparatului reproducător mascul	468
10.2. Funcționarea aparatului reproducător femel	470
10.2.1. Ciclurile sexuale la femeie	470
10.2.2. Ciclurile sexuale ale femelelor mamiferelor	473
10.2.3. Perioade de fertilitate și de sterilitate	474
10.2.4. Reglarea activității aparatului reproducător femel	475
10.2.5. Fecundația și gestația	475
10.3. Particularități fiziologice ale fătului și ale noului născut	477

ABREVIAR

<i>Ach</i> = acetilolină	<i>FSH</i> = hormonul foliculinotrop
<i>AchE</i> = acetilcolinesterază	<i>GH</i> = vezi <i>STH</i>
<i>ACTH</i> = hormonul adrenocorticotrop	<i>G-6-P</i> = glucozo-6-fosfat
<i>ADH</i> = hormonul antidiuretic	<i>GTP</i> = guanozintrifosfatul
<i>ADN</i> = acidul dezoxiribonucleic	<i>HJ</i> = hormonul juvenil
<i>ADP</i> = acidul adenzindifosforic	<i>HCT</i> = hormonul calcitonină
<i>ADR</i> = hormonul adrenalină	<i>HTP</i> = hormonul paratiroidian
<i>ADS</i> = acțiunea dinamică specifică a principiilor alimentare	<i>ICSH</i> = hormonul stimulator al celulelor interstițiale
<i>AMP</i> = acidul adenzinmonofosforic	<i>LH</i> = hormonul luteotrop
<i>AMPc</i> = " " , ciclic	<i>LRF</i> = luteotrofinreleasingfactor
<i>ANS</i> = activitatea nervoasă superioară	<i>LSH</i> = hormonul de stimulare limfocitară
<i>ARN</i> = acid ribonucleic	<i>LTH</i> = hormonul lactotrop
<i>ATP</i> = acidul adenzintrifosforic	<i>MH</i> = hormonul de năpîrlire
<i>ATP-ază</i> = adenzintrifosfatază	<i>MSH</i> = hormonul melanostimulator (inter- medina)
<i>BH</i> = hormonul cerebral	<i>MSR</i> = medulosuprarenala
<i>CG</i> = corpul galben	<i>NAD</i> = nicotinamidadeninucleotid
<i>CoA</i> = coenzima A	<i>NADH</i> = " redus
<i>CoQ</i> = coenzima Q	<i>NADP</i> = nicotinamidadeninucleotid fos- fat
<i>CP</i> = acidul creatinfosforic	<i>NADPH</i> = " redus
<i>CRF</i> = corticotrofinreleasingfactor	<i>NADR</i> = hormonul noradrenalină
<i>CSR</i> = corticosuprarenala	<i>OC</i> = hormonul ocitocină
<i>CTP</i> = citozintrifosfatul	<i>PA</i> = potențial de acțiune
<i>DNP</i> = dinitrofenol	<i>PR</i> = potențial de repaus
<i>ECG</i> = electrocardiogramă	<i>PRO</i> = hormonul prolactină
<i>EEG</i> = electroencefalogramă	<i>R</i> = receptor
<i>FAD</i> = flavinadeninucleotid	<i>RE</i> = exteroreceptor
<i>FADH</i> = " redus	<i>RI</i> = interoreceptor
<i>FG</i> = foliculul de Graaf	<i>SC</i> = scoarța cerebrală
<i>FRAA</i> = formațiunea reticulată ascen- dentă activatoare	<i>SN</i> = sistemul nervos
<i>FRD</i> = formațiunea reticulată descen- dentă	<i>SNC</i> = sistemul nervos central
<i>FRF</i> = foliculotrofinreleasingfactor	<i>SNV</i> = sistemul nervos vegetativ

SRF = somatotrofinreleasingfactor

STD = sistem talamic difuz

STH = hormonul somatotrop

SNVPS = sistemul nervos parasimpatic

SNVS = sistemul nervos simpatic

T₃ = hormonul triiodotironina

T₄ = hormonul tiroxină

TCT = vezi *HCT*

TRF = tireotrofinreleasingfactor

TSH = hormonul tireotrop

UTP = uridintrifosfatul

VAS = hormonul vasopresină

Partea I

**SISTEMELE FUNCȚIONALE
ALE INTEGRĂRII**

1.

INTEGRAREA SISTEMULUI CELULAR

1.1. ORGANIZAREA FUNCȚIONALĂ A CELULELOR

1.1.1. NOȚIUNEA DE STRUCTURĂ FUNCȚIONALĂ

Imaginea structurii heterogene a celulei, așa cum a fost descrisă de morfologi, la nivelul microscopiei optice și apoi a celei electronmicroscopice, de la formularea teoriei celulare de către Schwann (1839) și pînă în zilele noastre, începe să se închege și din datele din ce în ce mai numeroase pe care ni le oferă biochimia, biofizica și fiziologia.

Descoperirea ciclurilor biochimice indică limpede că celula nu este un sac ce ar conține o soluție omogenă de enzime, fiindcă același substrat poate, după împrejurări, să urmeze căi diferite în cursul reacțiilor metabolice, ceea ce indică în mod clar existența unei organizații spațiale a sistemelor de enzime în sînul citoplasmei.

Pe de altă parte, faptul că o celulă poate să efectueze un travaliu, implică în mod necesar o organizare a citoplasmei, lucru dovedit și de ultracentrifugarea fracționată, de altfel.

Analizele structurii macromoleculare a sistemelor enzimaticе, cum sînt cele energetice din membranele mitocondriale sau ale sintezei acizilor grași, a rolului acizilor nucleici în sinteza proteică, a procesului elementar al contracției musculare ș.a. au adus multe dovezi despre organizarea spațială a mecanismelor funcționale celulare. De asemenea, s-au stabilit mulți factori care pot afecta și modifica reacțiile chimice din structura organizată, ca de exemplu, mecanismele de control metabolic feed-back, efectele alosterice și conexiunile spațiale, ca să nu amintim decît numai cîteva.

Trebuie, de asemenea, să mai subliniem că existența ritmurilor circadiene (nictemerale) în activitatea sistemelor vii, dovedește că organizarea spațială este dinamică și că aceste sisteme vii au și o organizare temporală.

Ținînd seama de cele semnalate mai sus, este necesar să precizăm că, în tratarea problemei sistemelor funcționale ale celulelor animale, vom utiliza noțiunea de *structură* în sensul: „întregul edificiu molecular căruia i se datorește o funcțiune”.

1.1.2. STRUCTURI FUNCȚIONALE DE BAZĂ

În câmpul microscopului electronic structura celulară cea mai pregnantă și dinamică este (1) *sistemul de membrane*, ce cuprinde: *membrana periplasmatică* și *endomembranele*; (2) *matricea omogenă*, compartimentată de către membrane, apare ca un fond structural în care este inclusă a treia fază structurală: (3) *granulele refringente*.

1.1.2.1. Sistemul celular de membrane

Membrana periplasmatică este parte a sistemului structural celular în unitatea căruia se integrează nu numai din punct de vedere morfolologic ci și funcțional. Ea este acea parte a sistemului de membrane celulare care limitează și reglează schimburile cu mediul extracelular, asigurând astfel o anumită compoziție a mediului intracelular și un gradient electrochimic caracteristic, tot așa cum membrana nucleară asigură și limitează schimburile citoplasmei fundamentale cu suclicular sau cum membrana mitocondrială asigură și limitează schimburile matricei intramitocondriale cu citoplasma fundamentală etc.

Fără a fi complet asemănătoare endomembranelor, membrana celulară împreună cu acestea prezintă o seamă de caracteristici, comune întregului sistem:

- toate au același tip structural, biochimic, biofizic, morfologic și funcțional;
- toate au permeabilitate selectivă, dinamică, ciclică;
- toate au o polarizație electrică, ce se poate modifica în strînsă dependență de variațiile permeabilității;
- toate au sisteme enzimatice proprii, care le conferă funcțiuni metabolice specifice (tab. 1).

Tabelul 1

Funcțiile metabolice ale sistemelor de membrane celulare

Membranele considerate	Funcția metabolică realizată
Periplasmatică	Glicoliza
Reticul endoplasmatic:	
— membrane alfa, cu granule	Sinteze de proteine
— membrane beta, netede	Sinteze de acizi grași, fosfolipide
Microvilozități	Hidrolize terminale:
	— proteine
	— polizaharide
Mitocondriale	Ciclul citric furnizor de H_2
	Oxidare de acizi grași
	Sinteză de acizi grași
	Fosforilare oxidativă
Sistemele Golgi	Condensare de substanțe sintetizate în alte sisteme de membrane (proteine)
	Sinteză de mucopolizaharide

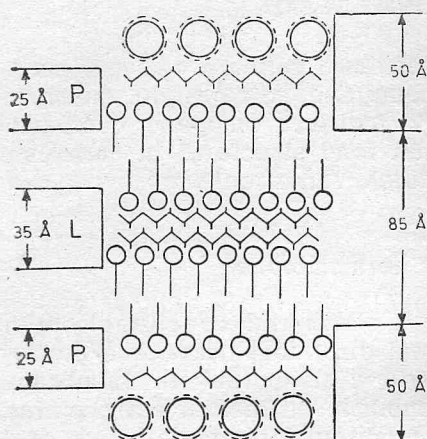


Fig. 1. Organizarea moleculară a membranelor:

P — pătură proteică; L — pătură dublă de lipizi.

a) *Unitatea structurală.* Unitatea sistemului de membrane se referă la: aspectul lor în imaginea electronomicroscopică (fig.1), natura chimică a constituenților de bază, raporturile spațiale și temporale dintre diferitele categorii de endomembrane între ele, ca și raporturile dintre acestea și membrana periplasmatică.

Unității de organizare morfologică-arhitectonică și chimică îi corespunde unitatea funcțională ce caracterizează întregul sistem. Subliniem rolul ce revine reticulului endoplasmatic în această integrare funcțională unitară și ne referim, pentru exemplificare, la rolul reticulului sarcoplasmatic și al tuburilor transversale în asigurarea cuplării excitației cu contracția în fibrele musculare striate (v. fig. 120).

b) *Permeabilitatea selectivă, ciclică.* Una din funcțiile principale ale membranelor celulare este aceea de a asigura schimbul permanent și adecvat de substanțe dintre mediile pe care le separă, ele manifestând o permeabilitate selectivă, dinamică. Procesele de difuziune pasivă și cele ale transferului activ sînt asigurate de existența sistemului de enzime proprii pe care le conține fiecare categorie de membrane (mitochondriale, ergastoplasmice, ale sistemului Golgi etc.).

Capacitatea atât de evidentă a membranelor așa-zise „excitabile” — membrana celulei nervoase, membrana celulei electrice, membrana celulei musculare — de a-și modifica într-un anumit fel, rapid (în milionimi de secunde) și reversibil, permeabilitatea pentru ioni, ridică problema labilității structurii membranei, a existenței unor cicluri de permeabilitate și a controlului acestor cicluri.

c) *Polarizația electrică.* Permeabilitatea selectivă a sistemului de membrane celulare asigură și menține un gradient chimic, pe de o parte între mediul intracelular și mediul extracelular la nivelul membranei periplasmice, iar pe de altă parte între citoplasma fundamentală (hialoplasma) și matricea omogenă a diferitelor organite celulare, la nivelul endomembranelor. Astfel, mediul intracelular este de 1,3 ori mai concentrat decît mediul extracelular; matricea omogenă mitocondrială conține mai mult calciu decît hialoplasma, iar sucule nuclear mai mult sodiu decît hialoplasma. Orice modificare de permeabilitate are drept consecință și modificarea gradientelor chimici.

Existența și dinamica gradientelor chimici determină polarizarea de repaus a membranelor întregului sistem celular — deci existența gradientelor electrice de repaus — și variația lor specifică stărilor de activitate (variațiile negative sau potențialele de acțiune).

Pentru viața tuturor celulelor polarizarea membranelor, apariția și evoluția potențialelor de acțiune au o importanță majoră, ele asigu-

rînd transmiterea excitațiilor în întregul sistem celular și răspunsul unitar, integrat, al acestuia.

Pentru exemplificare ne referim tot la fibra musculară striată și la rolul reticulului sarcoplasmatic în realizarea cuplului excitație—con tracție.

d) *Sistemele enzimatice din membranele celulare.* Studiile de microscopie electronică, combinate cu tehnicile de citochimie, au evidențiat prezența acetilcolinesterazei atât în structura membranei periplasmatică, cît și în structura celorlalte sisteme de endomembrane.

Activitatea ATP-azelor este intensă în membranele celulare ale epiteliului intestinal, în corpusculul renal și la nivelul anselor, acolo unde au loc procese intense de absorbție și excreție, aceste enzime fiind răspunzătoare de transferul ionilor Na^+ și K^+ .

Tot în membrana periplasmatică a celulelor epiteliului renal au mai fost descrise arilesteraza, NADH_2 -citocrom-C-reductaza, fosfomonoesterazele acidă și alcalină, fosfodiesteraza, ribonucleaza, glucozo-6-fosfataza, NAD-pirofosfataza, 5-mononucleotidaza etc.

Prezența sistemelor enzimatice în structura membranei periplasmatică capabile să asigure transferul de substanțe, prezența *permeazelor* cum au fost numite, pune problema necesității existenței porilor; este vorba mai degrabă despre „enzime-pori” în structura membranelor, decît despre discontinuități morfologice.

Disponerea enzimelor în membranele celulare nu este uniformă, ceea ce face să nu existe o echipotențialitate morfologică și funcțională a diferitelor regiuni ale membranelor. Fiecare categorie de membrane ar trebui privită mai degrabă ca un mozaic heterogen de unități funcționale, ceea ce aduce după sine și o permeabilitate diferențiată a regiunilor celulare. Acest lucru concordă dealtfel cu datele care au constatat că rezistența electrică specifică a membranei celulelor epiteliale este mare în regiunea apicală, deci au o permeabilitate restrînsă, ceea ce atestă prezența unei puternice bariere de difuziune în această zonă celulară; în regiunile intercelulare rezistența specifică este mică, iar permeabilitatea este largă. Experiențele cu fluoresceină confirmă existența acestor diferențe zonale de permeabilitate membranară: trecerea substanței colorante de la o celulă la alta se face mult mai rapid, decît din celulă în mediul înconjurător.

Cu siguranță că trebuie să existe caracteristici structurale distincte ale membranei diferitelor tipuri funcționale de celule, grefate însă pe modelul comun tuturor celulelor. Aici trebuie să amintim în primul rînd prezența microvilozităților la nivelul membranei apicale a celulelor epiteliului intestinal sau a celui ce căpтуșește tuburile urinifere ș.a.

Disponerea sistemelor enzimatice ale respirației celulare aerobe în mitocondrii prezintă aceeași heterogenitate spațială. Astfel, subsistemul enzimatic al ciclului Krebs este localizat în membrana externă, pe cînd catenele de oxidare și fosforilare sînt în membranele mitocondriale interne; corespunzător dispunerii catenare a enzimelor în cuprinsul celor trei sisteme, desfășurarea fenomenului metabolic energetic este vectorială.

*

Membranele (cu enzimele adiacente) reprezintă 60—90% din totalul substanței celulare. Atît membrana periplasmatică, cît și endomembranele reprezintă faza structurală celulară care, pe lîngă cele două funcții bine stabilite — transportul selectiv de substanțe și transferul de energie — dispune de proprietatea de a înmagazina informație și de a participa la coordonarea activității celulare, reprezentînd astfel baza moleculară a integrării celulare.

Trebuie să mai atragem atenția că în legătură cu structura și funcționarea membranelor s-au formulat mai multe teorii, dintre care amintim, în primul rînd, „*teoria ionică*” (Hodgkin, Huxley și Katz), „*teoria celor două stări stabile*” (Tasaki și Singer), „*teoria biostructurii*” (E. Macovschi) și recent, „*teoria — 2MSI*” (membrană cu structuri independente, cu proprietăți mixtschimbătoare de ioni) (Șt. Agri-goroaiei).

1.1.2.2. Matricea omogenă fundamentală — hialoplasma

Împreună cu aceea a diferitelor organele celulare, constituie o „piață de metaboliți” ce asigură activitatea specifică a sistemului de membrane, datorită prezenței unor complexe de enzime (cum este, de exemplu, acela al glicolizei) și datorită cărora au loc și nenumărate acte metabolice de catabolism, ca și de anabolism. De asemenea, prin compoziția chimică proprie diferitelor organele celulare, asigură existența gradientilor chimici și a polarizării membranelor, cu toate consecințele lor funcționale de repaus sau de activitate.

1.1.2.3. Granulele refringente

Ribozomii, centrozomul celular etc., au funcții importante în sintezele celulare, în înmulțirea celulelor etc.

1.1.3. SISTEMUL ENERGETIC CELULAR

Activitatea sistemelor biologice este asigurată de existența în structura lor a unor mecanisme traductoare, capabile să efectueze convertirea energiei chimice (energia potențială a celulelor animale) în diferite alte forme de energii actuale: cinetică, electrică, luminoasă, lucru mecanic, lucru osmotic etc.

Fluxul energetic al celulelor animale nu reprezintă decît o etapă a fluxului energetic în materia vie (fig. 2). Primul stadiu al acestui flux este realizat de celulele plantelor verzi, care, în cursul *fotosintezei*, captează energia radiantă solară și o transformă în energie chimică, în substanțele organice sintetizate. Stadiul al doilea care integrează regnul animal în fluxul general (fig. 2) este acela al *respirației*, în cursul căreia energia chimică din moleculele organice vegetale este eliberată și transferată în legăturile macroergice, sub forma unei energii chimice de utilizare imediată. Etapa finală a fluxului energetic biologic este

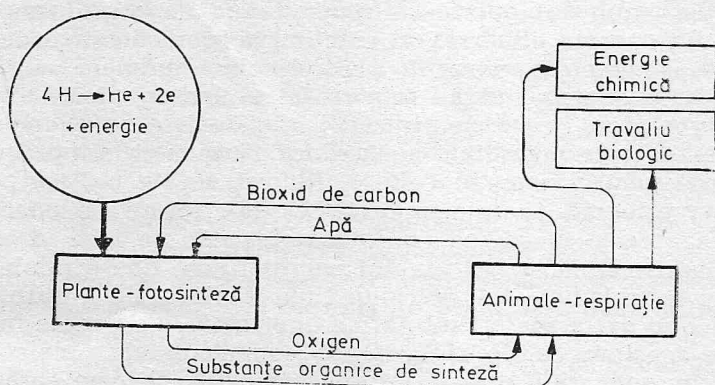


Fig. 2. Fluxul energetic în lumea vie.

convertirea energiei libere a legăturilor macroergice în lucru mecanic (mișcare), lucru osmotic (menținerea concentrației osmotice a sucului celular), lucru electric (descărcările organelor electrice), travaliu chimic (sinteza de substanțe proprii celulelor animale sau de biocatalizatori), lumină și căldură. Ceea ce caracterizează sistemele acestea biologice de convertire a energiei chimice libere (potențiale), comparativ cu sistemele mecanice, este randamentul lor mult mai ridicat și diversitatea lor. Fluxul energetic în celulele vii se autoadaptează și se autoreglează.

Din energia totală a sistemului celular viu — „entalpie”, (H) —, o parte se consumă în agitația particulelor (atomi, molecule, macromolecule) — „energia internă” sau „energia cinetică” (TS) — care este proporțională cu temperatura absolută (T) a sistemului, iar la zero absolut ($-273^{\circ}18\text{ C}$) este nulă; o altă parte — „energia liberă” (F) poate fi utilizată în diferitele activități celulare, producătoare de travaliu, din care cauză se mai numește și „energia potențială”. Putem scrie deci: $H = F + TS$. Cum importante pentru studiile biologice sînt variațiile energiei sistemelor vii, putem scrie:

$$\Delta H = \Delta F + T\Delta S$$

Cîtă vreme celula adultă este vie, cantitatea energiei libere se menține ridicată, deși, ca oricare alt sistem energetic, și celula vie se supune principiului al doilea al termodinamicii: tendința generală de creștere a energiei cinetice și micșorare a celei potențiale, deci creșterea dezordinei, a entropiei. Acest lucru nu se realizează însă datorită „reversibilității” reacțiilor metabolice: consumul de legături macroergice, în activitățile celulare, tinde să scadă energia celulară utilizabilă, lucru care însă nu se întîmplă din cauză că respirația celulară asigură formarea permanentă de astfel de legături. În cursul creșterii celulelor, pînă la stadiul de adult, are loc chiar o mărire a energiei libere.

Cei mai buni depozitari ai energiei potențiale sînt compușii chimici macroergici din structura celulară, cu condiția ca să nu intre în sistemele de catalizatori.

Reacțiile nu sînt perfect reversibile, deoarece aproximativ 5—38% din energia eliberată în reacția exergonică este transformată în căldură — energie pierdută pentru celula animală — și numai 65—62% este înmagazinată, prin reacția endergonică, în legăturile fosfat-macroergice. În cursul utilizării, în sistemele funcționale celulare, această energie potențială se transformă pînă la sfîrșit în căldură și se pierde pentru sistemul celular, fiindcă acesta nu are posibilitatea să convertească energia calorică în alte forme de energie. Dar, deși degradarea și pierderea energiei potențiale se face în mod continuu de către celulă, totuși nivelul energiei sale libere rămîne ridicat și aproape neschimbat, datorită unui flux continuu de intrare de energie din mediul extracelular, sub forma unor molecule bogate în energie. Pe seama acestora celula sintetizează complexe macromoleculare cu un nivel energetic ridicat și o entropie coborîtă, sisteme caracteristice materiei vii.

Din cauza fluxului continuu de materie și energie, celula vie se găsește într-un echilibru numai aparent, care a fost caracterizat mai degrabă ca o stare staționară (un „steady-state”) într-un echilibru dinamic cu mediul extracelular.

1.1.3.1. Mecanisme furnizoare de energie

Sursa furnizoare de energie este constituită de către alimentele ingerate și asimilate.

Eliberarea ei se face în două etape fundamentale din cursul utilizării acestora:

— *în timpul digestiei alimentelor în tractul gastro-intestinal al metazoarelor sau în vacuola digestivă a protozoarelor, prin mecanismul biochimic al hidrolizei;* randamentul este însă neînsemnat. Astfel, în urma desfacerii hidrolitice a legăturilor glicozidice din moleculele de glicogen sau de amidon rezultă aproximativ 4,3 kcal/mol; prin hidroliza legăturilor esteri din moleculele complexe de lipide rezultă 2,5 kcal/mol; iar prin hidroliza legăturilor peptidice ale proteinelor rezultă 3,0 kcal/mol. Această cantitate de energie reprezintă pentru glucide și pentru protide doar 0,3% din energia liberă totală ce poate rezulta din arderea celulară a acestora, iar pentru lipide este și mai mică, abia de 0,1%.

— *în timpul catabolizării metaboliților, în interiorul celulelor, prin mecanismele biochimice ale oxidărilor celulare, care reprezintă de fapt mecanismul energetic de bază al celulelor.*

Celulele vii animale au dezvoltat trei mecanisme biochimice, energetice: respirația anaerobă, calea oxidativă directă și respirația aerobă.

Respirația anaerobă — fermentațiile. Exemplu tipic al acestui mecanism, utilizarea anaerobă a glucozei cu producere de acid lactic (fermentația lactică), în celule musculare în plină activitate contractilă, are un randament scăzut (25% în raport de căile oxidative). Asigură funcționarea unor celule în condiții în care aprovizionarea lor cu oxigenul molecular-respirator nu se poate face la nivelul cheltuielii ener-

getice — cazul tipic al fibrelor musculare striate; ea duce la instalarea „datoriei de oxigen” și acumulare de acid lactic.

Din utilizarea anaerobă a fiecărei molecule de glucoză rezultă o cantitate de energie, echivalentul a opt legături P-macroergice.

Sistemul enzimatic al respirației anaerobe are o localizare multiplă în celulă: în membrana periplasmatică, în citoplasma fundamentală, în nucleul celular.

Calea oxidativă directă — ciclul pentozelor. G-6-P poate suferi dintr-o dată o decarboxilare oxidativă cu producere de NADPH și riboze, termeni importanți ai sintezei de acizi grași și de acizi nucleici; ea nu implică stocare sau eliberare de energie și nu este deci furnizoare de legături macroergice.

În metabolismul mușchiului și mai puțin în cel al ficatului, această cale oxidativă nu pare să joace un rol important.

Respirația aerobă. Este mecanismul ce asigură oxidarea hidrogenului metaboliților de către oxigenul respirator molecular și care se soldează cu randamentul energetic cel mai ridicat (75%), comparativ cu celelalte mecanisme energetice.

Funcționind pe baza sistemului enzimatic complex rezultat din cuplarea ciclului acizilor tricarboxilici, transportor de hidrogen, cu catena de oxidare-fosforilare, acest mecanism asigură transferul de electroni cu potențial ridicat ai hidrogenului pe acceptorul final care este oxigenul, cu producere de CO_2 , H_2O și energie, sub forma legăturilor fosfat-macroergice ale ATP.

Substratul — metaboliții — aparțin celor trei categorii de principii alimentare: glucide, lipide și protide. Prin glicoliză, betaoxidare, dezaminare și decarboxilare, acestea alimentează sistemul enzimatic al respirației aerobe (al oxidării fosforilante), cu perechi de atomi de hidrogen, direct sau cu acetil-CoA.

La fiecare ciclu, un echivalent de acid acetic este complet oxidat; cele patru perechi de atomi de hidrogen reacționează final cu oxigenul formând patru molecule de apă și două de CO_2 ; energia eliberată este recuperată sub forma legăturilor $\sim \text{P}$ (fig. 3).

Acidul adenozintrifosforic format reprezintă o sursă polivalentă de energie potențială care poate fi utilizată în toate activitățile celulare, ca atare, sau după ce a fost transferată pe compuși macroergici ai celorlalte baze azotate (fig. 4).

Oxigenul poate fi și el considerat ca un substrat care, prin variațiile de concentrație, este capabil să regleze raportul dintre oxidări și fermentații, deci randamentul în legături macroergice-fosfat, în sinteze și în căldură.

Deci rolul oxigenului este de a asigura disponibilitatea celulară de o formă de energie potențială polivalentă și cu un randament ridicat.

CO_2 apare ca un rest din molecula metaboliților oxidați care, în bună măsură, este eliminat ca atare; o parte însă este folosit în unele sinteze celulare sau ca regulator al pH-ului mediului interior.

Datorită acestor câteva particularități, mecanismul energetic celular de bază — oxidarea fosforilantă — asigură demolarea treptată a metaboliților și eliberarea fragmentat-eșalonată a energiei lor, ceea ce

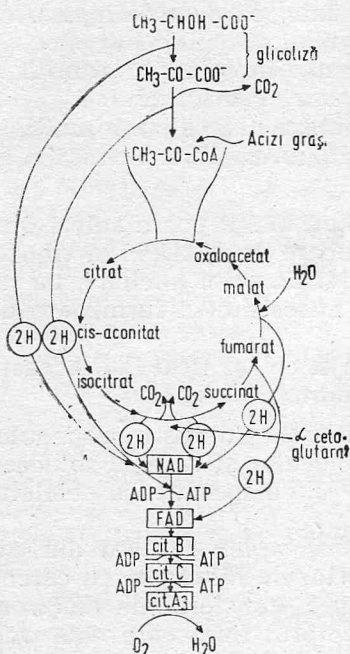


Fig. 3. Schema mecanismului respirator celular, aerob.

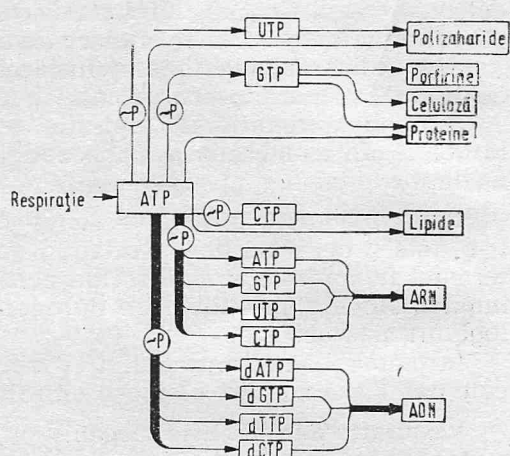


Fig. 4. Sistemul de compuși macroergici și utilizarea lor în sistemele celulare de sinteză:

ATP—adenozintrifosfat; CTP—citidintrifosfat; GTP—guadinintrifosfat; UTP—uridintrifosfat; dATP—deoxiadenezintrifosfat; dCTP—deoxicitidintrifosfat; dGTP—deoxiguadinintrifosfat; dTTP—deoxitimidintrifosfat; P—legătură fosfat-macroergică.

face posibil transferul energiei metaboliților utilizați în legăturile $\sim P$ și, în același timp, împiedică eliberarea explozivă a energiei cu apariția unor focare termice ce ar putea determina dezagregări structurale celulare letale. „Materia vie lucrează cu monedă măruntă”, cum a fost exprimată aceasta de unii fiziologi.

Localizarea sistemului enzimatic al respirației aerobe este strict mitocondrială.

Dacă am face un bilanț comparativ al respirației anaerobe și a celei aerobe, ar rezulta:

a) glicoliza furnizează: căldură, puțin ATP, lactat, α -glicero-fosfat, sinteză de lipide și, cu un aport de oxaloacetat, glucoză;

b) oxidarea mitocondrială furnizează: mult ATP sau concentrare de cationi, puțină căldură, consum de acetyl-CoA, de lactat (adică oxidează cataboliți ai glucidelor și ai acizilor grași, în special), participă la reglarea etapelor preparatoare a lipogenezei și a glucogenezei.

1.1.3.2. Integrarea mecanismelor energetice celulare

Realizate pe baza unor procese biochimice specifice, cele trei mecanisme discutate formează totuși un sistem energetic unitar.

Baza biochimică a lui este constituită de secvențe de enzime ce funcționează ca sisteme oxido-reducătoare, prin transfer de electroni. Sursa de electroni este reprezentată de către hidrogenul metaboliților: glucide, lipide, protide. În funcție de disponibilitatea de oxigen mole-

cular-respirator și de produsul final, unul din mecanisme poate fi predominant la un moment dat sau altul.

Cele trei căi metabolice interacționează strâns în dependență de momentul celular considerat:

- glicoliza furnizează acetyl-CoA ciclului Krebs, ori α -cetoglutarat, pe baza cărora funcționează sistemul respirator aerob;

- creșterea raportului ATP/ADP prin intensificarea fosforilărilor oxidative, activează calea oxidativă directă care, prin șuntare competitivă, inhibă calea glicolică la nivelul fosfofructokinazei și creează condiții de intensificare a sintezei de acizi grași și trigliceride pe seama glucozei, deci de depunere în rezervă foarte concentrată a surplusului de energie ingerată.

1.1.3.3. **Structurile celulare implicate în fenomenele de oxidare**

S-ar putea crede, la prima vedere, că respirația celulară, așa cum a fost definită și analizată, nu este legată decât de compoziția chimică a celulei, de dinamica sistemelor enzimactice și de substratele metabolizate. În realitate lucrurile sînt mult mai complexe. Una din condițiile de bază a realizării acestor procese este integritatea structurală a sistemului celular. La această concluzie s-a ajuns după ce numeroși autori au studiat respirația celulelor și țesuturilor dezintegrate mecanic prin omogenizare, comparativ cu aceleași țesuturi sau celule intacte, chiar scoase din organism. Astfel, în țesutul muscular omogenizat complet, dispariția acidului lactic, rezultat prin contracție, nu mai are loc, așa cum se petrece în același țesut intact; la eritrocitele de pasăre, după sfărîmarea (omogenare), consumul de oxigen este suprimat complet, pe cînd în condiții normale respirația lor este destul de intensă.

Condițiile defavorabile cum ar fi congelarea urmată de decongelare, sau acțiunea anumitor substanțe nocive, nu suprimă complet consumul de oxigen de către acestea, atîta vreme cît ele mai păstrează elemente ale organizării lor structurale.

Membrana periplasmatică. Membrana periplasmatică intervine în procesele de respirație celulară nu numai ca un filtru selectiv, care lasă să treacă sau oprește anumite substanțe, ci și ca limită de separație între două medii distincte, mediul intra- și extracelular. Warburg a arătat că oxidările în ouăle de ursin fecundate se măresc dacă în mediul exterior crește concentrația ionilor OH, deci dacă alcalinitatea crește. Cum ionii OH nu traversează membrana celulară, autorul presupune că ei ar exercita o influență asupra membrănei și, prin aceasta, asupra proceselor oxidative care s-ar desfășura la periferia celulei, la nivelul membranei periplasmatică, acolo unde influențele mediului exterior se fac mai simțite.

Mitocondriile. Rolul în respirația celulară. Centrală energetică a celulei, mitocondriile sînt capabile să oxideze acidul piruvic și toate substratele ciclului Krebs și, complementar, acizii grași și acidul glutamic. Electronii cu energie ridicată astfel eliberați din substrat (fig. 5) sînt

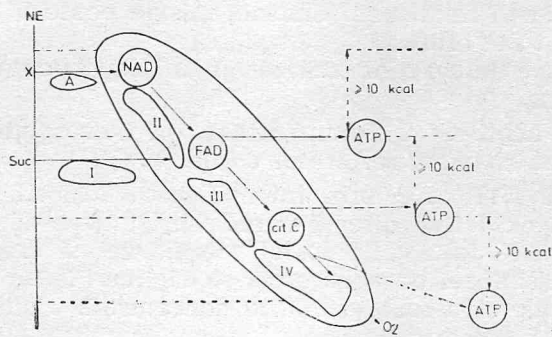


Fig. 5. Schema mecanismului mitocondrial de transfer al energiei electronilor cu nivel energetic ridicat (NE), scoși din substrat (A sau I), în legăturile fosfat-macroergice ale ATP.

transferați în lungul catenei de oxidare la acceptorul final care este oxigenul, datorită prezenței numai în mitocondrii a enzimei finale, a citocromoxidazei.

Cuplarea catenei de oxidare cu cea de fosforilare este de asemenea proprie mitocondriilor, ceea ce face ca acestea să furnizeze cea mai mare cantitate de ATP — mai mult de 90% în majoritatea țesuturilor, cu mult mai puțin în mușchiul în plină funcționare.

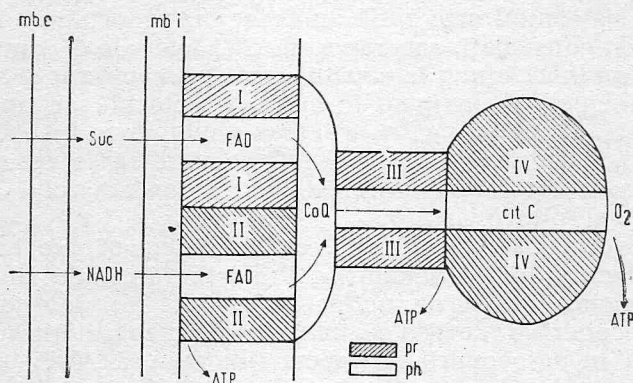
Datorită echipamentului enzimatic, deci și a posibilității de a oxida fragmentul acetil-CoA cu un randament ridicat, mitocondriile apar ca sistemul funcțional intracelular capabil să dețină monopolul oxidării acizilor grași și, în același timp, să realizeze și o anumită etapă din sinteza unora dintre ei.

Între numărul, forma, mărimea mitocondriilor ca și suprafața totală a membranelor interne ale acestora pe de o parte și activitatea respiratoare a celulelor pe de alta, este o legătură directă. Pentru o celulă hepatică de șobolan care are diametrul de 30μ, suprafața externă este de 3000μ². Ea conține cam 1000 mitocondrii cilindrice, fiecare având lungimea de 3,5μ și grosimea de 1μ; suprafața lor totală este de 13000μ² (13μ²×1000); crestele acestor mitocondrii au o suprafață de 16μ² per mitocondrie, deci 16000μ pentru ansamblul mitocondrial al celulei. În total membranele mitocondriale ale celulei au o suprafață de 29000μ², iar celula, în totalitatea ei, are doar o suprafață de 3000μ². Raportul: suprafață celulară/suprafață mitocondrială este cu mult mai mic pentru celulele renale, unde numărul creștelor din fiecare mitocondrie este mult mai mare și numărul mitocondriilor dintr-o celulă de asemenea este mai mare.

Factorii reglării activității mitocondriale. a) Permeabilitatea membranelor mitocondriale. Membrana externă a mitocondriilor este permeabilă pentru apă, electroliți și zaharoză; membranele interne sînt impermeabile față de H⁺, OH⁻, Na⁺, K⁺, Mg²⁺, zaharuri. Membrana mitocondrială este selectiv-permeabilă față de substanțele oxidabile: pentru citrat este foarte puțin permeabilă; în schimb, este mai permeabilă pentru malat, fumarat, glutamat, α-cetoglutarat. Permeabilitatea față de termenii ciclului Krebs pare să fie legată și determinată de o serie de transportori specifici, la fel ca și pentru ADP și ATP; aceștia devin astfel regulatorii funcționării mitocondriale și probabil ai eliberării ATP-ului în citoplasmă.

Fig. 6. Schema organizării unei particule de transfer de electroni fixată la membrana internă (mbi):

mb.e — membrană externă; I, II, III și IV — proteine (pr.) ce înconjoară un nucleu de fosfolipide (ph); săgețile marchează traiectul electronilor; CoQ — coenzima Q; suc — succinat.



Permeabilitatea selectivă a membranelor trebuie privită ca un mecanism de păstrare a capacității de funcționare a sistemului: orice pierdere a unuia dintre intermediarii ciclului Krebs duce la scăderea randamentului energetic mitocondrial.

b) Localizarea sistemelor enzimactice și funcționarea lor. Sistemul enzimatic al ciclului Krebs ca și cele implicate în oxidarea acizilor grași, a β -hidroxibutiratului și a aminoacizilor sînt localizate în membrana externă; aceste sisteme enzimactice pot acționa asupra unor substraturi intramitocondriale, dar ele pot acționa și asupra unor substraturi extramitocondriale, din citoplasmă.

Sistemul enzimatic al transferului de electroni ca și acela al catenei de fosforilare, sînt localizate în particulele elementare ce tapisează membranele interne mitocondriale (fig. 6) și ele pot acționa numai asupra unor substraturi interne.

Sistemele enzimactice din membrana externă scot din substratul oxidat perechi de electroni cu un nivel energetic ridicat (fig. 6), sub forma perechilor de atomi de hidrogen și îi transferă sistemului enzimatic intern care, purtîndu-i pînă la acceptorul final care este oxigenul, îi descarcă de energia lor pe care o transferă în legături macroergice-fosfat ($\sim P$; fig. 6) sau pe seama căreia poate realiza un transfer de ioni.

Putem, de asemenea, sublinia faptul că, mai pregnant decît pentru oricare alt organit celular, heterogenitatea structurală a mitocondriilor se integrează unitar în heterogenitatea structurală a întregului sistem celular.

c) Starea lanțului respirator. Starea funcțională a sistemului este dependentă de două rapoarte: cînd raportul ATP/ADP se mărește, respirația se încetinește; cînd raportul substrat/produs final se mărește, respirația se intensifică. Cele două rapoarte interacționează strîns după schema din figura 7.

În cazul în care respirația se încetinește ca urmare a creșterii nivelului ATP, înseamnă că lanțul de transfer de electroni este puternic cuplat cu catena de fosforilare; starea funcțională

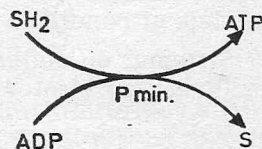


Fig. 7. Interacțiunea factorilor ce determină starea lanțului respirator:

SH₂ — substrat cu hidrogen; S — substrat oxidat; P_{min.} — fosfor mineral

a sistemului este bună. În acest caz raportul: $\sim$ P format/atomi de oxigen consumați, sau raportul: P/O, este de 3 (sau de 2 pentru succinat); când 2 H⁺ ajung la capătul lanțului respirator și se unesc cu o jumătate moleculă de oxigen, formînd o moleculă de apă, un atom de oxigen este consumat pentru trei (sau două) etape fosforilante.

Măsurarea raportului P/O permite să se aprecieze starea sistemului respirator mitocondrial și prin aceasta nivelul randamentului energetic al mitocondriilor.

Agenții „decuplanți”, capabili deci să blocheze transferul energiei electronilor în legăturile P-macroergice, de tipul 2,4, DNP, tiroxina, calciul, urmele de metale grele (10⁻⁶ M), determină și o umflare a mitocondriilor ca și o schimbare a permeabilității acestora.

În mitocondrii un raport ridicat ATP/ADP, un nivel coborît al oxigenului și o concentrație crescută de Ca²⁺ și K⁺ determină:

- blocarea sistemului enzimatic al ciclului Krebs și prin aceasta, arderea acizilor grași, pornind de la acetyl-CoA și de la piruvat sau lactat;

- producerea de citrat, în cazul în care există o sursă de oxaloacetat care, apoi, este scos din mitocondrie în citoplasma fundamentală ca substrat pentru lipogeneză sau gluconeogeneză — prin aceasta mitocondriile participă la transformarea aminoacizilor și a glucozei în acizi grași;

- intensifică transformarea piruvatului în malat ce difuzează în citoplasmă unde, în condițiile unui raport NADH/NAD ridicat stimulează lipogeneza, iar a unui raport NADH/NAD scăzut stimulează gluconeogeneza.

Nucleul. Participarea directă a nucleului la oxidările celulare a fost și este încă mult discutată. În experiențele cu enucleări celulare s-a pus în evidență faptul că fenomenul fundamental, caracteristic acestei stări, este reducerea penetrației fosfatului radioactiv în celulă. Această constatare, alături de altele, conduce la ideea că nucleul participă indirect el fiind sediul sintezei coenzimelor indispensabile oxidărilor fosforilante.

Citoplasma fundamentală. Participarea acesteia la sistemul energetic celular, comparativ cu aceea a mitocondriilor reiese evident din tabelul comparativ (tab. 2).

Astfel numărul și capacitatea funcțională relativă a mitocondriilor raportată la citoplasmă sînt una din cauzele specializării celulare atît pentru funcții cît și pentru structuri și metaboliții pe care-i utilizează celulele și condițiile fragilității lor.

Sistemul de sinteză a proteinelor enzime. Acesta asigură un nivel al enzimelor respiratoare corespunzător intensității arderilor.

1.1.4. SISTEMUL SINTEZEI PROTEINELOR

Proteinele exercită majoritatea funcțiilor celulare, asigură arhitectura structurilor și condiționează forma lor. Acest lucru este posibil datorită faptului că fiecare proteină are o compoziție foarte precisă iar

Comparație între funcțiile mitocondriilor și citoplasmei

Funcția realizată	Mitocondrii	Citoplasmă
Producție de căldură	—	++
Producție de ATP	++	—
Gradient osmotic	++	—
Catabolism de: — acizi grași	++	0
— glucoză	0	++
— aminoacizi	+	++
Sinteză de: — lipide	anumite etape	++
— glucoză	0	+
— aminoacizi	+	++
— baze nucleice	0	++

secvența aminoacizilor în lanțurile polipeptidice se păstrează în mod cu totul riguros, deși autoreînnoirea este permanentă și intensă; o modificare foarte neînsemnată a arhitectonicii macromoleculelor proteice are drept urmare o pierdere totală a funcției.

1.1.4.1. Condițiile necesare sintezei

Necesitatea compușilor macroergici. Cercetări efectuate după 1950 au arătat că sinteza peptidelor și a proteinelor se face cu un consum de energie — este deci un proces endergonic. Această energie rezultă din reacțiile exergonice din celulă și în primul rând din utilizarea ATP și GTP.

— în secțiuni de ficat a fost imposibilă sinteza tripeptidei glutatation sau a acidului hipuric, dacă nu s-a adăugat ATP sau un sistem generator de ATP;

— de asemenea s-a putut face blocajul acestei sinteze prin adăugarea de 2,4-dinitrofenol care întrerupe cuplajul normal între oxidări și fosforilări;

— s-a putut face blocajul încorporării aminoacizilor marcați în moleculele de proteine prin adăugarea 2,4-dinitrofenolului, dar adăugarea de ATP a dus la stimularea încorporării.

Necesitatea acizilor nucleici. Ipoteza că ARN ar juca un rol important în sintezele proteinice, a apărut simultan, cu aceea a necesității ATP, ca urmare a cercetărilor citochimice și biochimice.

Probe citochimice. În 1939, Casperson și Schultz au demonstrat prezența în citoplasmă și în nucleul celular din țesuturile pe cale de proliferare a unei substanțe Feulgen negativă, prezentînd un spectru de absorbție în ultraviolet caracteristic acizilor nucleici. Era vorba de acidul ribonucleic (ARN) pe care Brachet îl evidențiasse încă din 1933 în ouăle de ursin.

Utilizînd două tehnici diferite — tehnica microspectrofotometriei în ultraviolet și tehnica cu ribonuclează — ambii cercetători au ajuns

simultan la aceeași concluzie generală: orice celulă care este sediul unei intense sinteze de proteine se caracterizează printr-un conținut ridicat în ARN; acesta se găsește concentrat în nucleoli și citoplasmă, pe cînd cromatina îl conține în cantitate mică. Astfel, celulele acinilor pancreasului, celulele principale ale glandelor gastrice care secretă pepsină, oocitele cînd își sintetizează vitelusul lor proteic, embrionii în momentul în care începe procesul de diferențiere a lor, toate aceste tipuri de celule se caracterizează printr-o bazofilie și o puternică absorbție ultravioletă a nucleolilor și citoplasmei, fapt care atestă conținutul lor ridicat în acizi nucleici. Din contră, țesuturile care au o activitate fiziologică intensă, dar în care sinteza de proteine se face în cantitate neînsemnată, sînt sărace în ARN; așa este cazul mai ales pentru inimă, pentru mușchii netezi și cei striati, pentru rinichi.

Aceste concluzii au fost confirmate și de rezultatele cercetărilor efectuate asupra glandelor sericigene de la viermele de mătase, care sintetizează mătasea, de natură proteică și care sînt foarte bogate în ARN.

În ficat, o inanție proteică accentuată duce la o scădere a conținutului în ARN, care pare să coincidă cu momentul în care concentrația proteinelor serului începe să scadă.

În glandele salivare, după ligaturarea canalului secretor și în veziculele seminale, după injecția de testosteron, se observă o corelație pozitivă între conținutul în ARN al celulelor și sinteza de proteine.

Probe biochimice. Analizele biochimice făcute pe țesuturi sau fragmente de organe au confirmat datele citochimice, pe unele chiar completîndu-le. S-a constatat că țesuturile glandulare, care secretă cantități mari de proteine, sînt cu mult mai bogate în ARN decît altele: așa, pancreasul, glandele salivare, mucoasele gastrice și intestinale conțin cu mult mai mult ARN decît rinichii, creierul, inima sau plămîinii, care nu elaborează proteine. Organele cu activitate mitotică importantă (splina, timusul, ganglionii limfatici, testiculele) se situează, din acest punct de vedere, între organele glandulare și celelalte amintite mai sus.

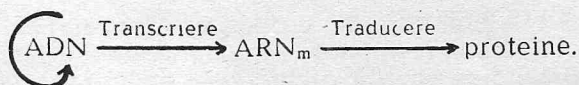
Amibelee vii, tratate cu ribonuclează, pierd aproape complet capacitatea de a încorpora aminoacizi marcați în proteine și aptitudinea de multiplicare; adăugarea de ARN are drept urmare reluarea sintezei proteice și multiplicarea lor normală.

Oocitele stelelor de mare tratate cu ribonuclează își micșorează bazofilia citoplasmatică și nucleolară, însoțită de o scădere paralelă a încorporării aminoacizilor marcați în proteina lor.

În ouăle de batracieni tratamentul cu ribonuclează are drept urmare oprirea oricărei activități mitotice.

1.1.4.2. Etapele sintezei proteice

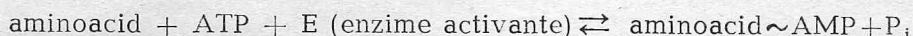
Întregul proces complex de sinteză a proteinelor ar putea fi cuprins, în mod cu totul schematizat, în secvența:



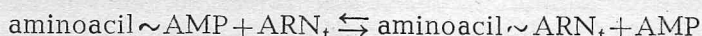
ADN-ul determină și controlează totalitatea caracterelor și potențialelor individului: el deține codul informativ după care se edifică proteinele care sînt cărămizile formei ca și uneltele metabolismului (prin enzime).

Întregul proces de sinteză proteică se poate fragmenta în mai multe etape:

— *activarea aminoacizilor* este un proces enzimatic ce are loc în citoplasmă în prezența de ATP și GTP (furnizori de energie) după formula:



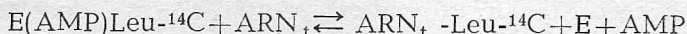
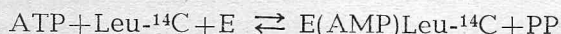
— *încărcarea* ARN_t cu aminoacizi activați (aminoacil-adenilați). Acidul ribonucleic de transfer fixează aminoacil-adenilatul printr-o legătură esterică, macroergică, după formula:



Procesul este catalizat de o enzimă specifică: „aminoacil- ARN_t -sintetaza”.

Sinteza unei proteine pun în joc numeroase enzime și diverși acizi nucleici, precum și un număr mare de aminoacizi. Fiecare aminoacid are un ARN_t acceptor specific, purtător al unuia din codoni — triplete de baze — ce caracterizează aminoacidul în cauză și o anumită enzimă activatoare. Mai mulți ARN_t diferiți pot aduce la ribozomi un aminoacid identic, ceea ce complică foarte mult analiza acestor mecanisme.

Dacă se urmărește încorporarea aminoacidului leucină marcată ($\text{Leu-}^{14}\text{C}$), ansamblul reacțiilor de activare și de încărcare pe ARN_t se poate rezuma astfel:



În această formulă E reprezintă enzimele activatoare.

— Intervenția ARN_m , purtător de informație. ARN_t încărcăți cu aminoacizii corespunzători ajung la ribozomi unde întîlnesc ARN_m . Aici, ARN_m dirijează în mod specific aranjarea aminoacizilor purtați de ARN_t adică dirijează sinteza unor proteine cu o structură corespunzătoare codului din molecula de ADN. Locul fiecărui aminoacid în lanțul polipeptidic sintetizat este determinat de secvența tripletelor din molecula de ARN_m (fig. 8). Deoarece alternanța tripletelor (codonilor) din molecula de ARN_m este determinată de un fragment al moleculei de ADN la nivelul căruia s-a sintetizat, înseamnă că molecula proteică sintetizată corespunde caracterelor genetice ale speciei în cauză.

Lanțul proteinei pe cale de sintetizare rămîne în orice moment legat de ribozom prin ARN_t al ultimului aminoacid fixat. Stabilirea unei legături cu aminoacidul următor liberează acest ARN_t și permite sistemului să avanseze cu o treaptă: lanțul ce ia naștere este acum fixat de către noul ARN_t care a luat locul precedentului, și așa mai departe (fig. 8).

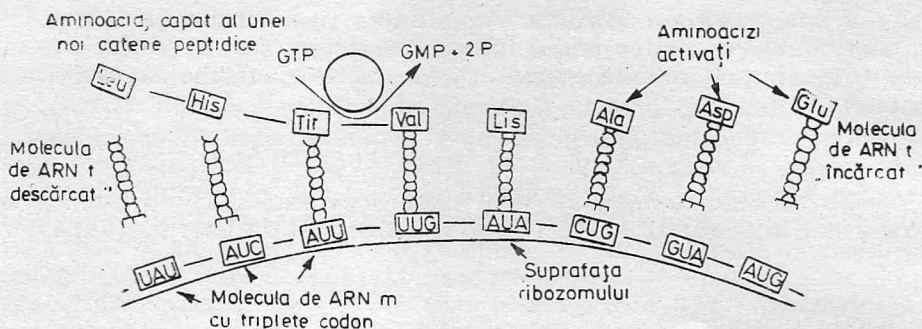


Fig. 8. Organizarea formării lanțurilor polipeptidice de către ARNm în citoplasmă.

— *detașarea lanțului polipeptidic format* se face în momentul în care unei triplete din molecula de ARNm nu-i corespunde nici un ARN_t cu tripleta corespunzătoare — complementară; deci în momentul în care nu se mai poate atașa un nou aminoacid lanțului deja format.

În celulele în care au loc sinteze proteice intense, se pot distinge adesea grupe de ribozomi, de la 4—5 și până la 50 legate de către un filament, care nu ar fi altceva decât o moleculă de ARNm, iar grupele de ribozomi astfel legați constituie așa-numiții „poliribozomi” sau „polizomi”.

Asamblajul aminoacizilor se efectuează într-un sens determinat: fiecare aminoacid se leagă prin gruparea sa carboxil ($-\text{COOH}$) la gruparea amino ($-\text{NH}_2$) a aminoacidului următor, cu pierdere respectivă de OH și de H. Singuri, aminoacizii situați la cele două capete ale lanțului au păstrat intacte, unul gruparea sa amino, celălalt gruparea sa carboxil. Fiecare catenă proteică începe deci prin $-\text{NH}_2$ și se termină prin $-\text{COOH}$; aceasta înseamnă că sinteza catenei începe efectiv întotdeauna prin extremitatea sa amino. În ceea ce privește ARNm el are de asemenea un sens unic care privește atât sinteza sa cât și traducerea sa. Se poate deci compara fiecare ribozom cu un cap de lectură, la nivelul căruia orice mesaj produs de celulă poate fi tradus în proteină.

1.1.4.3. Structurile intracelulare implicate în sinteza proteinelor

Procesul atât de complex și în același timp atât de specific al sintezei proteinelor, implică participarea directă sau indirectă a tuturor structurilor sistemului celular.

Nucleul, cu aparatul său cromozomic și nucleolic, asigură sinteza acizilor ribonucleici care, la rândul lor, sînt purtătorii mesajului genetic și prin aceasta, organizatorii noilor molecule proteice în afara nucleului, în masa de citoplasmă.

Citoplasma fundamentală asigură „pool”-ul de aminoacizi necesari, fie în urma schimbului cu mediul extracelular, fie prin hidroliza macromoleculor proteice existente deja în mediul intracelular; în același timp ea asigură vehicularea acizilor nucleici și a GTP de la locul de producere a lor la punctul de sinteză.

Sistemul ergastoplasmatic, datorită prezenței ribozomilor în structura sa, reprezintă sediul celular al sintezei proteice, locul de asamblare al aminoacizilor în lanțuri polipeptidice.

Sinteza proteinelor se face la suprafața membranelor ergastoplasmatică, în zona de contact dintre acestea și ribozomi. La cobaii care au fost ținuti în inaniție s-a observat că stimularea secreției celulelor acinilor pancreatici, prin hrănire cu alimente bogate în proteine, este asociată, după 1—3 ore, cu modificări ale ergastoplasmei: o lărgire a veziculelor și cisternelor, precum și prezența în acestea a unor granule de secreție, granule prezimogenice, cu diametrul de 0,2—0,3 μ , care dispăreau în canaliculele ergastoplasmatică. Rezultate asemănătoare au fost observate prin studii de incorporare a L-¹⁴C-leucinei, DL-³H-leucinei atât în celule acinoase pancreatice, cât și în celule ale glandei mamare în lactație sau ale glandelor parotide ori Lîberkühn, ca și în celulele camerei albuminogene din oviductul de găină. Unele din proteinele sintetizate trec în sistemele Golgi — sînt proteinele de export; altele rămîn în sistemele ergastoplasmatică și vor fi utilizate de către celula însăși.

Mitocondriile furnizează, prin substanțele macroergice de tipul ATP și GTP, energia necesară atât sintezei acizilor nucleici în interiorul nucleului celular, cât și pe aceea necesară activării aminoacizilor în citoplasmă, indiferent că este vorba de sinteza proteinelor de export, sau a celor din economia internă a celulelor.

Membrana periplasmatică, prin permeabilitatea ei selectivă, asigură pătrunderea în mediul intracelular a unor substanțe necesare sintezei, cum ar fi aminoacizii esențiali, vitaminele și glucoza, menținînd în același timp în mediul intracelular macromoleculele proteice sintetizate.

Sistemele de membrane și de vezicule Golgi condensează particulele mici în granule mari — granule de zimogen, în cazul celulelor acinilor exocrii pancreatici.

Diferitele structuri intracelulare ce participă la sinteza proteinelor interferează unele cu altele dînd sistemul unitar al sintezei: reticulul endoplasmatic asigură transferul aminoacizilor, din surse externe sau interne, la ribozomii reticulului sarcoplasmatic unde are loc formarea lanțurilor polipeptidice și a granulelor proteice prezimogenice; pe baza energiei mitocondriale, acestea sînt transferate sistemelor Golgi unde sînt „maturate”, transformate în granule de secreție intracisternale condensate apoi în veziculele sistemului și transformate în granule de zimogen (fig. 9).

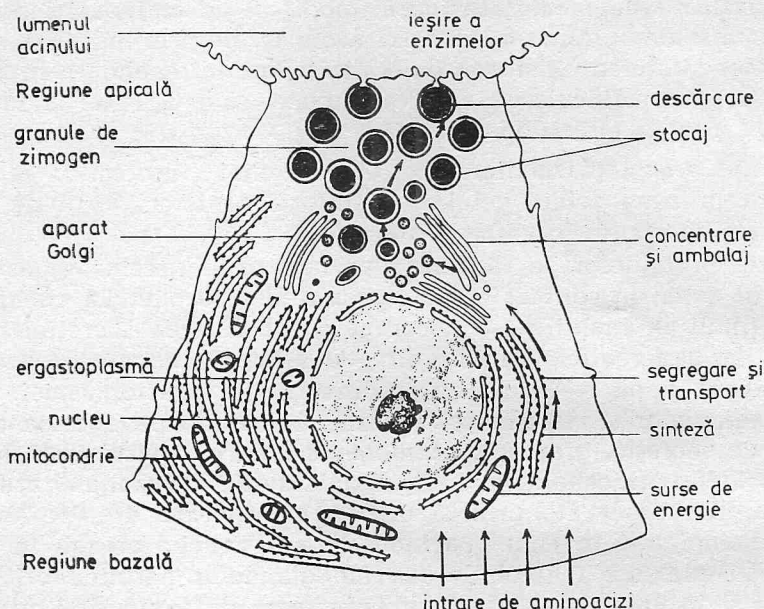


Fig. 9. Sistemul sintezei proteinelor într-o celulă acinoasă.

Interrelațiile dintre aceste structuri sînt așa de strînse și de necesare încît lipsa uneia dereglează întregul sistem și prin aceasta frînează desfășurarea în condiții normale a procesului de proteinogeneză.

1.1.5. SISTEMUL MOTOR NEMUSCULAR

În lumea animală — la nivelul elementar, celular — există mecanisme structurale și funcționale capabile să realizeze, în mod direct, convertirea energiei chimice a metaboliților în lucru mecanic. Sistemele biologice, furnizoare de lucru mecanic, sînt reprezentate în primul rînd de celule musculare striate și netede. Dar, în afara acestora, aproape toate celulele au în structura lor elemente capabile să manifeste o activitate contractilă integrată în activitatea specifică a întregului sistem celular.

Așa sînt: fusul sau aparatul acromatic, care asigură mișcarea cromozomilor înspre cei doi poli ai celulei în curs de diviziune; „elementele contractile” din mitocondrii care asigură ciclurile de mișcare ale acestora; trihociștii din membrana parameciului; cili și flagelii, structuri celulare diferențiate, cu proprietăți contractile bine exprimate; elementele contractile din citoplasma amibe sau a leucocitelor. Deși toate prezintă variații multiple de formă și mod de funcționare, se pare (cel puțin pentru unele dintre ele) că folosesc același mecanism molecular de bază: un sistem proteic contractil, actomiozina, capabil să hidrolizeze molecula macroergică de ATP și ADP plus fosfor, cu eliberare de energie; o parte din această energie eliberată este

utilizată de sistemul contractil și transformată în lucru mecanic. Molecula de ATP se reface apoi pe seama ADP și a fosforului anorganic, cu energia rezultată din utilizarea metaboliților, în reacțiile de glicoliză și mai ales în catena de oxidare și fosforilare.

Am putea considera că există două sisteme contractile celulare: *un sistem muscular*, care are ca unitate elementară contractilă miofibrila și *un sistem nemuscular*, cuprinzând aici toate celelalte elemente celulare capabile de mișcare, care au ca unitate elementară microtuburile. S-ar părea că ambele unități elementare au unele părți comune. Microtuburile sînt formate din filamente, care nu sînt altceva decît șiruri de unități globulare cu un diametru de 35 Å; ele ar fi chiar molecule de proteină cu greutatea moleculară de 65000 și care, după unele proprietăți chimice, s-ar asemăna cu actina miofibrilelor. De asemenea, microtuburile manifestă o netă activitate ATP-azică, analoagă aceleia a miozinei din miofibrile.

Este necesar să mai precizăm că producerea mișcării într-un sistem biologic nu necesită în mod obligatoriu prezența unui set dublu de filamente într-o aranjare ordonată, cum este cazul demonstrat la mușchiul striat. *Physarum polycephalum* are o mișcare caracteristică a protoplasmei; din acest sistem s-au extras atît o proteină asemănătoare miozinei, cît și una asemănătoare actinei. La acest organism deci interacțiunea actină-miozină ar putea fi răspunzătoare de mișcare, în absența unor filamente formate din cele două proteine care să se întrepătrundă.

1.1.5.1. Centrozomul

Organizare. În aproape toate celulele animale, în interfaza mitotică, se poate identifica, în câmpul microscopului optic, *centrozomul* cu cele două componente ale sale: *arhoplasma* — sîmbure de citoplasmă omogenă, fără enclave — care cuprinde două bastonașe dense de 0,1—0,3 μ lungime — *centriolii* — în apropierea nucleului, înspre unul din poli celulari. În primele faze ale diviziunii celulare, aspectul său morfologic se complică prin apariția unui sistem de raze ce pătrund în citoplasmă, în timp ce unul dintre centrioli migrează la celălalt pol celular, asigurînd formarea *fusului de diviziune*. Constituirea acestuia din urmă face posibilă separarea și deplasarea cromozomilor spre cei doi poli celulari. După metafază, sistemul acesta structural regresează pînă la aspectul caracteristic interfazei mitotice, în fiecare dintre cele două celule fiice nou formate.

Funcții. Centrozomul, și în special centriolii, apare ca un centru de organizare a aparatului motor celular nemuscular, cuprinzînd aparatul mitotic acromatic, cilii și flagelii, bastonașele și conurile celulelor retiniene. Se confirmă astfel presupunerea după care centriolul ar reprezenta un organit cu structură complexă, capabil să sintetizeze proteinele fibroase ale fusului de diviziune, ale cililor și flagelilor.

Fiecare centriol, din cei doi existenți în centrozomul celulei mame, dispusi la cei doi poli celulari în cursul diviziunii, asigură reorganizarea centrozomilor celulelor fiice, prin inducerea formării „de novo” a celui de al doilea centriol.

Studiile recente de microscopie electronică au demonstrat existența cililor la un număr mare de tipuri celulare la care nici nu se bănuiau, astfel că astăzi se pune mai degrabă problema de a demonstra lipsa lor la un anumit tip de celule, decât de a le dovedi prezența. Ca urmare, ei sînt citați în ansamblul organitelor citoplasmatiche, alături de mitocondrii, de reticulul endoplasmatic ș.a.

Trebuie de asemenea să subliniem faptul că studiile de morfologie ultrastructurală confirmă distincția clasică ce se face între *kinetocili* — adică cili cu mișcări active, a căror garnitură filamentoasă corespunde formulei $9+2$, și *stereocili* (heterocili) incapabili de mișcări active, posedînd o garnitură de filamente de tipul $9+0$; unii autori atribuie acestora din urmă o funcție receptoare sau senzitivă, cum ar fi cazul pentru conurile și bastonașele retiniene.

Prezentarea noastră se va referi numai la prima categorie de cili — *kinetocilii* — capabili să realizeze un lucru mecanic, fie prin deplasarea corpului unicelularelor ciliate sau flagelate în mediul lor de viață apos și al spermatozoizilor, fie prin realizarea unui anumit tranzit activ de substanțe în suspensie în apă, sau de mucus, cum este cazul cîmpurilor de cili de la suprafața epiteliului branhiilor moluștelor lamelibranhiate și al epiteliului traheal. O estimare cantitativă, după care garnitura de cili a epiteliului organelor respiratoare de la om poate reține și elimina la exterior pînă la 5—6 g de praf pe oră, într-o atmosferă prăfuită, ne permite să subliniem importanța acestui sistem motor celular. O altă exprimare cantitativă ne va permite să apreciem și eficiența mișcării ciliare: infuzorul ciliat *Paramecium caudatum* înaintază într-o secundă, în apă prin bătaia cililor cu o viteză egală cu de 4—6 ori lungimea corpului său, pe cînd un înotător olimpic nu face decît o dată lungimea sa pe secundă.

Caracterul mișcărilor ciliare. Mișcările cililor și flagelilor sînt foarte rapide — în epiteliul faringean de broască frecvența este de 10—17 bătăi pe secundă (cam o bătaie la 59 milisecunde) și din această cauză simpla observare la microscopul optic nu permite obținerea unor informații precise. Utilizarea stroboscopiei și a microcinematografiei rapide au permis obținerea de informații atît privitoare la diferitele faze ale mișcării cît și la durata acestora. Utilizînd metoda fixării rapide prin congelare și observare în microscopia electronică, s-au putut stabili date cantitative extrem de prețioase asupra lungimii de undă a mișcării ciliare și asupra formei bătăii.

În cîmpurile ciliate ale epiteliilor, în fiecare șir, mișcarea are un caracter *metacronal*, cu o lungime de undă de $11,4 \mu$ sau 21 cili în cazul lamelibranhiatului dulcicol *Elliptio* (cam 20 dintre cili sînt în mișcarea de revenire) și diferența de fază dintre ei este de 1,9 ms.

Bătaia cililor de pe aceeași linie, perpendiculară pe direcția de propagare a mișcării, este *izocronă*. Direcția propagării mișcării în șirurile de cili este un indice permanent și caracteristic, determinat cu siguranță de către citoplasma profundă. Acest lucru poate fi evidențiat prin două modele experimentale: a) dacă, din același șir, se smulg cîțiva cili în așa fel încît ultimul care precede zona neciliată, în bă-

taia lui, să nu atingă pe primul ce urmează acestei zone, propagarea mișcării nu încetează și nici nu se produc schimbări însemnate ale frecvenței și forței bătăilor; b) în cuprinsul unui fragment de epiteliu ciliat, care prin operații de microchirurgie a fost grefat în locul lui după o răsucire de 180° , propagarea mișcării își păstrează direcția naturală, devenind acum perfect opusă aceleia din zonele epiteliate adiacente.

Frecvența mișcărilor cililor și flagelilor este dependentă în primul rând de specie: în cuprinsul epiteliului traheal de iepure, șoarece și șobolan este de 15—18/s; în trahea broaștelor țestoase este de 2,2—5,5/s; în faringele de broască, 10—17/s; în epiteliul branhial al scoicilor de apă dulce (*Elliptio*), de 17/s; la protozoarul *Epistilis*, flagelii bat de 37—42 ori într-o secundă. Prezența, în mediul apos a cationilor Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Rb^+ , Cs^+ , ca și a unor anioni, într-un anumit raport ionic, influențează frecvența mișcării cililor și flagelilor, fără să se poată preciza dacă este vorba de o acțiune directă asupra aparatului ciliar; ionii încărcăți pozitiv, prezenți în aerul respirator al iepurilor, șoarecilor și șobolanilor, provoacă o inhibare ușoară a mișcărilor, pe când ionii negativi manifestă un efect dinamizant.

Travaliul efectuat de mișcarea ciliară este însemnat; astfel, cilii de pe 1 cm^2 de epiteliu faringean de broască dezvoltă o forță capabilă să asigure deplasarea unei greutate de 34,3 g. Forța bătăii cililor de la *Mytilus edulis* are o valoare de 2 la 8×10^{-7} dine.

Forma mișcării cililor și flagelilor poate fi încadrată în unul din cele 4 tipuri descrise: 1) de pendulare; 2) de răsucire în spirală; 3) de răsucire în pîlnie; 4) ondulatorie-serpentiniformă. Mișcarea de pendulare se întâlnește mai ales la protozoarele ciliate, dar este prezentă și la unele pluricelulare. Ea se caracterizează prin aceea că există două faze distincte ale ciclului de mișcare: o fază așa-zisă „activă” și o fază de „revenire”; la cilii epiteliului branhial de *Elliptio*, faza de revenire are o durată de 32 ms, iar bătaia efectivă-activă are 27 ms; în cursul fazei active cilii sînt rigizi și mișcarea se face prin îndoirea la baza lor; în cursul revenirii zona de îndoire progresează de la bază înspre vîrf pe măsură ce faza se desăvîrșește. Mișcarea de tipul al doilea, frecventă la cilii pluricelularelor, are ca particularitate faptul că, după contracție, cilul se îndoiește luînd forma unui U răsturnat. În cursul mișcării de răsucire în formă de pîlnie, cilii — dar mai ales flagelii — se răsucesc în jurul unui ax, descriind un con cu vîrfurile la baza cilului sau flagelului, iar baza conului este descrisă de vîrfurile libere ale organelor. În cursul mișcării ondulatorii, caracteristică flagelilor sau membranelor rezultate din unirea mai multor cili, unda de mișcare se propagă de la locul de fixare al organitului pînă la capătul său liber.

Mecanismul intim al mișcării cililor. Din numărul mare al teoriilor care au încercat să explice mecanismul intim al mișcării, trebuie reținute doar acelea care pornesc de la baza ultrastructurală evidențiată de studiile electronomicroscopice.

După o ipoteză, cele 9 perechi de fibrile tubulare periferice ale cilului sînt contractile, unele de contracție transmițîndu-se de la bază spre vîrfurile lor; cele două fibrile centrale nu sînt contractile, ele

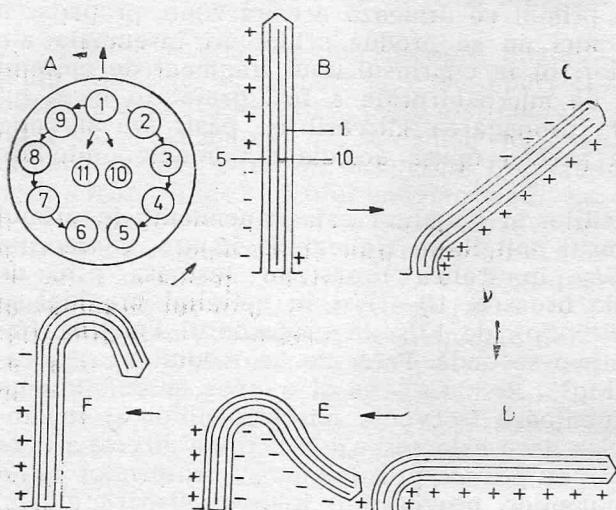


Fig. 10. Mecanismul mișcării cililor :

A — dispunerea perechilor de filamente tubulare periferice (1-9) și a celor centrale (10, 11) într-un cil sectionat transversal — săgețile arată sensul propagării impulsului în sistemul de filamente; B, C, D, E, F — poziții succesive ale cilului în cursul unui ciclu de mișcare; + — contracție; — — relaxare

avînd doar un rol în răspîndirea impulsului de contracție; matricea omogenă este lipsită de elasticitate și, în modelul mecanic de mai sus, nu apare cu un rol precizat. Impulsul de contracție pornește din corpul bazal — din kinetozom — și se răspîndește succesiv la perechile de fibrile periferice (fig. 10A). În urma scurtării fibrilelor 1, 2, 9, 3, 8 (fig. 10B), cilul se înclină înainte ca un bastonaș rigid (fig. 10C) — este faza activă; în faza revenirii, aceste fibrile se relaxează, iar contracția se produce în perechile de fibrile 4, 7, 5, 6, ceea ce asigură o mișcare exact opusă (fig. 10D, E, F) și mai înceată, din cauză că unda de contracție se propagă mai încet în aceste ultime patru perechi de fibrile contractile.

După o altă ipoteză, în cursul îndoirii cililor, fibrilele tubulare nu se scurtează prin contracție, ci s-ar produce doar o alunecare a unora față de altele, în cuprinsul perechilor periferice.

Baza biochimică a mișcării cililor și flagelilor este destul de incomplet stabilită. Prin metode biochimice aplicate asupra flagelilor izolați, prin studii de citochimie și difracție cu raze X, s-a evidențiat un conținut bogat în proteine, lipide și glucide-hexoze; din coada spermatozoizilor s-a separat chiar proteina *spermatină*, care ar manifesta unele proprietăți asemănătoare acelorale ale proteinelor contractile musculare.

Ca și fibrilele musculare, cili și flageli manifestă o intensă activitate ATP-azică, ei putînd să hidrolizeze grupările fosfatice ale ATP și mai ales ale unui alt nucleotid, adenozin-5-fosfatul; de asemenea ei manifestă o activitate succindehidrogenazică și citocromoxidazică, importante în metabolismul lor energetic; aceste activități enzimatică ar lipsi în fibrilele contractile.

Dacă se adaugă ATP la mediul apos în care sînt puși flageli izolați, aceștia încep să execute mișcări ondulatorii. Spermatozoizi pas-

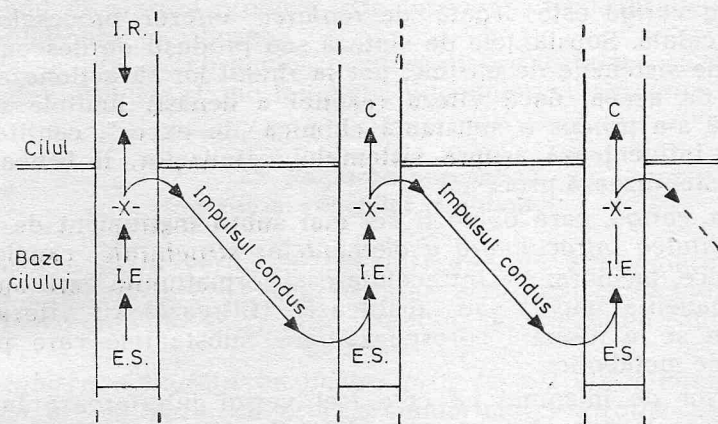


Fig. 11. Mecanismul coordonării mișcărilor ciliare :

I.R. — cilul inițiator al mișcării; *C* — contracție; *I.E.* — intensificarea excitației; *E.S.* — locul de apariție al excitației; *X* — zona de bifurcare a impulsului

trați în glicerină și a căror activitate motoare a încetat, redevin activi prin mișcări ale segmentului codal, dacă se adaugă ATP, ioni de Ca^{2+} și de Mg^{2+} .

Coordonarea mișcărilor ciliare. Caracterul metacronal și izocronal al mișcărilor ciliare presupune existența unui mecanism de coordonare care s-ar realiza în două etape: apariția excitației în interiorul unui cil și conducerea excitației care vizează mai mulți cili. Așa cum se vede și în figura 11 ar exista un cil inițiator al mișcării și al ritmului ei: impulsul care ia naștere se propagă în interiorul acestuia, cu o viteză determinată, și apoi la ceilalți cili, succesiv.

O problemă mult dezbătută este aceea a participării sistemului nervos la asigurarea caracterului coordonat al mișcărilor ciliare și la reglarea acesteia în organismele pluricelulare. Deși există multe fapte experimentale care stabilesc o legătură între variațiile frecvenței și forței bătăilor cililor și excitarea unor nervi, totuși nu s-a putut stabili încă natura acestei interdependențe.

1.1.6. INTEGRAREA SISTEMULUI CELULAR

Celula vie este un sistem funcțional care se reglează în mod automat, la regimul de lucru cel mai avantajos, în condițiile mereu schimbătoare ale mediului extracelular. În mod schematic ne putem imagina mecanismul complex al autoreglării metabolice celulare ca având trei verigi principale:

Prima verigă ar fi legată de existența unor sisteme macromoleculare bine determinate în ceea ce privește structura lor chimică și poziția lor spațială — deci o anumită *topobiochimie celulară* reflectată în heterogenitatea structurală spațială a sistemului, din imaginea electronomicroscopică.

A doua verigă este legată de reglarea vitezei proceselor ce se petrec în celulă. Substanțele de sinteză sau produșii de descompunere, realizate de sistemele de enzime, pot la rîndul lor să acționeze asupra acestora; de aceea, dacă viteza reacției a depășit limitele normale, adică dacă s-a produs o substanță chimică „în exces”, cantitatea excedentară influențează asupra sistemului catalizator, îi frînează activitatea și stabilizează procesul.

A treia verigă, care poate fi cel mai subtil instrument de reglare, este *mobilitatea intracelulară a elementelor structurale*; canalele submicroscopice, membranele intracelulare și formațiunile care au o mișcare permanentă împart sau „distilează” (filtrează) cu viteza corespunzătoare și în direcție corespunzătoare, substanțele care participă la procesele metabolice.

Este ușor de imaginat că cele trei verigi interferează între ele: manifestarea „în exces” a unor reacții influențează asupra organizării structurale, ceea ce poate avea consecințe asupra proceselor metabolice. Acest lucru este dovedit și de legătura strînsă dintre mobilitatea structurilor celulare și activitatea vitală, oricare ar fi forma concretă de manifestare a acesteia. Mai mult chiar, dispariția mobilității intracelulare este un indiciu caracteristic al morții celulelor.

1.1.6.1. Topobiochimia celulară

În imaginea optică și mai puternic în imaginea electronomicroscopică, apare o heterogenitate structurală spațială a sistemului celular, cu particularități specifice fiecărei categorii de celule: fibre musculare, neuroni, celule secretoare endocrine sau exocrine etc. Heterogenitatea se poate constata și la nivelul organitelor celulare.

Compartimentarea structurii organitelor celulare, ca și a întregului sistem celular, are la bază o heterogenitate a dispoziției macromoleculilor de structură și a sistemelor de catalizatori corespunzători funcțiilor acestora. Cu alte cuvinte, fiecărui organit celular îi este propriu un anumit sistem de intercondiționare: moleculele de structură — activitatea enzimatică. Activitatea unui astfel de sistem depinde pe de o parte de posibilitatea realizării unei concentrații optime a substratului pe suprafața sistemului enzimatic, sau a unei concentrații optime a enzimelor pe suprafața și chiar în interiorul straturilor de substraturi macromoleculare. Pe de altă parte depinde și de interacțiunea cu celelalte sisteme intracelulare. Se știe că mitocondriile conțin întregul sistem enzimatic necesar oxidării acidului citric, reducerii citocromului C și oxidării NADH; totuși, cînd se pot izola fără o lezare a membranei mitocondriale, aceste activități enzimatice nu se pot manifesta; lezarea ușoară a membranei, făcînd posibilă penetrația substraturilor, aduce după sine manifestarea activității sistemelor enzimatice amintite mai sus.

Sistemul metabolic glicolitic ar fi localizat în membrana plasmatică, pentru globulele roșii.

Sistemul de sinteză proteică este localizat în membranele reticulului endoplasmatic cu ribozomi.

Ultrastructura membranelor celulare și intracelulare apare deci ca terenul de întâlnire al morfologiei, biochimiei și fiziologiei.

1.1.6.2. Reglarea enzimatică a vitezei reacțiilor metabolice

Această a doua verigă a mecanismului de autoreglare se realizează în două moduri: 1) prin reglarea activității enzimelor de către factori fizico-chimici, și 2) prin reglarea mecanismului sintezei enzimelor.

1) *Reglarea activității enzimelor prin factori fizico-chimici.* Acest mecanism are la bază, ca procese importante: *retroinhibiția* (inhibiția prin produsul final sau mecanismul feed-back); *reacția limitantă* (reacția cheie sau pace-makers); *concentrația enzimelor și a substratelor*; *disponibilitatea de substrate și cofactori etc.*

— *Retroinhibiția* (inhibiția prin produsul final, feed-back). Într-un lanț metabolic, pornind de la substratul *S*, produșii intermediari *A*, *B*, *C*, *D*, apar ca urmare a activității specifice a unui sistem de enzime $x - y - z - w$; în cuprinsul lanțului, etapele intermediare sînt reversibile, pe cînd extremitățile — prima reacție și ultima — sînt ireversibile. Enzima reglatoare — cum se numește prima enzimă (*x*) — manifestă o sensibilitate însemnată la acțiuni inhibitoare și în special la aceea a produsului final (în cazul nostru substanța *D*), numit și *efector alosteric*. Aceeași enzimă poate fi însă sensibilă la acțiunea mai multor factori inhibitori. Cum se vede din figura 12, cuplarea efectorului alosteric (*D*) cu enzima reglatoare (*x*), induce o schimbare a configurației structurale a acesteia — o *translație alosterică* —, ceea ce face imposibilă acum fixarea substratului (*S*). Acțiunea aceasta a efectorului alosteric nu schimbă structura globală a enzimei ci numai configurația unuia sau a mai multora dintre „centrii activi” ai macromoleculei, lucru dovedit de posibilitatea „desensibilizării” enzimei prin acțiunea a diverși factori, fără ca ea să-și piardă activitatea catalitică specifică.

Retroinhibiția asigură un control celular cantitativ, atît în ceea ce privește concentrația produșilor de sinteză cît și a consumării metaboliților, prin faptul că produsul final poate inhiba activitatea enzimatică chiar la nivelul substratului. Un exemplu este furnizat de către autoreglarea utilizării glucidelor în sistemul respirator celular anaerob și aerob, unde ATP-ul poate juca rolul produsului final (al factorului alosteric) prin limitarea activității fosfofructokinazei.

— *Reacția limitantă.* Într-un lanț metabolic există întotdeauna o așa-numită „enzimă limitantă a lanțului”, capabilă să determine în-

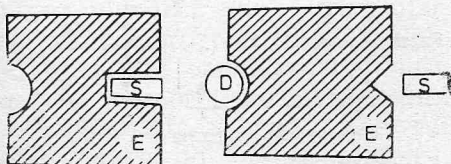
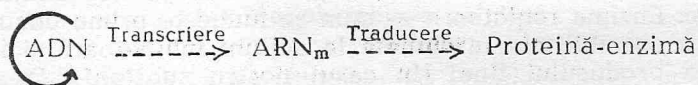


Fig. 12. Schema interacționării enzimei *E* cu substratul *S* sau cu efectorul alosteric *D*.

treaga productivitate a acestuia; aceasta este enzima cu viteza de reacție cea mai scăzută. Așa, în cursul glicolizei pornind de la glucoză, enzima limitantă este hexokinaza; în cazul când șirul metabolic pornește de la glicogen, enzima limitantă este fosforilaza. Există numeroase dovezi experimentale după care în același lanț metabolic reacția limitantă se schimbă în funcție de schimbarea concentrației enzimelor. De exemplu, adăugarea de hexokinază face să se intensifice producția de acid lactic prin glicoliză numai pînă la un anumit nivel de concentrare a enzimei; peste acest nivel producția rămîne neschimbată. Dacă acum se mărește concentrația uneia dintre celelalte enzime ale șirului glicolizei (fosfofructokinaza, triozofosfat-dehidrogenaza etc.), producția de acid lactic se intensifică din nou.

2. *Controlul genetic al sintezei enzimelor.* Dacă ținem seama de faptul că enzimele sînt macromolecule proteice, este ușor de înțeles că sinteza lor se face după schema generală a sintezei proteinelor. Specificitatea structurală și a activității lor enzimatice va fi determinată de către ADN-ul nuclear prin intermediul ARN_m , care servește drept matrice pentru sinteza enzimei considerate. Astfel sinteza enzimelor apare ca un proces specific celular, asigurat și controlat prin informația ereditară a nucleului lor. Prin analogie cu schema generală a sintezei proteice, putem reprezenta etapele fundamentale la nivelul cărora se face reglarea sintezei enzimelor, în conformitate cu codul genetic, astfel:



În intimitatea lui procesul este extrem de complex și necesită intervenția unui număr însemnat de factori specifici.

O genă *reglatoare* determină sinteza unui *represor specific* (R), care la rîndul lui, sub acțiunea unui efector (corepresor sau inductor), trece în produsul R' printr-o translație alosterică.

Cum se poate vedea pe figură (fig. 13), din interacțiunea represor-corepresor, produsul R' interacționează cu gena operatoare O, blocînd genele structurale A și B și prin aceasta sinteza de ARN_m și a enzimelor corespunzătoare. Chiar metaboliții corespunzători pot funcționa ca și inductori sau corepresori și prin aceasta pot activa sau inhiba represorul, gena operatoare și întregul sistem de sinteză.

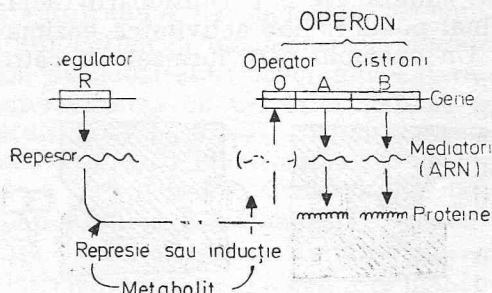


Fig. 13. Mecanismul controlului genetic al sintezei proteinelor enzime.

1.1.6.3. Mobilitatea intracelulară a elementelor structurale

Studiul ritmului nictemeral în lumea animalelor a permis să se descopere, pe lîngă o „organizare spațială” și o veritabilă „organizare temporală” a sistemului viu, organizare care este transmisă ereditar și care există deja la nivelul celular.

Mitocondriile. Când se filmează (cu viteză accelerată) fibroplaste în culturi de țesuturi „in vitro”, se constată că mișcările cele mai rapide sînt acelea ale mitocondriilor. În general sînt deplasate pasiv de către curenții citoplasmatici dar prezintă și mișcări active: sînt frecvente îndoiri, spărturi, reuniri de două elemente separate, apariții de brațe laterale. Prin aceste schimbări frecvente de loc și de formă, condriomul poate fi succesiv în raport strîns cu totalitatea sistemelor structurale intracelulare; de obicei ele sînt îngrămădite în număr mare acolo unde activitatea metabolică este intensificată și nevoile energetice mărite. Uneori sînt în număr mare în jurul vacuolelor de pinocitoză; deși nu cunoaștem exact aceste interrelații totuși am putea presupune furnizarea de energie pentru transferul de substanțe macroergice prin membranele acestora. Adesea mitocondriile sînt îngrămădite în regiunea sistemelor Golgi; aici este nevoie de energie care să asigure concentrarea substanțelor sintetizate care apoi sînt eliminate din celulă sub forma granulelor de zimogen. De multe ori, adunate în jurul nucleului, ele intră în contact repetat cu membrana nucleară care se îngroașă în mod temporar în aceste locuri; în anumite cazuri joncțiunea are loc chiar în fața unui nucleol care trimite și el o prelungire către membrana nucleară. Cu siguranță că trebuie să fie vorba despre un schimb de substanțe și energie între aceste sisteme structurale, așa cum o atestă numeroase date experimentale. Iată un exemplu: mitocondrii izolate, puse într-un mediu adecvat continuă fosforilările oxidative, consumînd oxigen și producînd ATP; dacă unui astfel de preparat i se adaugă nucleii izolați, activitatea oxidativă se dublează. Cu siguranță că mitocondriile primesc din nucleu coenzime și cedează ATP.

Ergastoplasma este, cu siguranță, cea mai puțin stabilă dintre fazele structurale celulare; ea apare și dispare în imaginea electronomicroscopică a aceleiași celule după stările funcționale, mai ales secrete. De exemplu, în celulele acinilor pancreatici de șobolani, ergastoplasma devine abundentă imediat după hrănirea ce urmează unei perioade de inaniție prelungită; în cursul spermatogenezei ascaridului calului a fost de asemenea observată trecerea ergastoplasmei de la aspectul neted la cel granular.

Reticulul endoplasmatic se consideră adesea ca fiind echivalentul, la scară celulară, unui aparat circulator ce vehiculează de la un punct la altul al celulei, metaboliții, enzimele și produșii elaborați. Pentru celulele în care se admite existența unei comunicații a tuburilor reticulului endoplasmatic cu exteriorul se presupune că aceasta asigură migrarea unor substanțe din mediul extracelular în mediul intracelular. În cadrul schimbului nucleu-citoplasmă, ionii anorganici și moleculele mici sînt transferați prin membranele reticulului endoplasmatic, prin cisternele perinucleare, iar moleculele mari trec prin porii învelișului nuclear; de asemenea tot reticulul endoplasmatic asigură transferul ARN_m și ARN_t spre zonele ergastoplasmatice de sinteză proteică. Există deci un schimb continuu de substanțe între citoplasmă și nucleu, mijlocit de reticulul endoplasmatic, prin care activitatea metabolică a celor două sisteme se poate influența una pe cealaltă.

1.2. SCHIMBURILE CELULARE

1.2.1. CELULA, SISTEM DESCHIS

În schimb permanent cu mediul care o înconjoară, celula este traversată de un veritabil curent de materie și de energie. Nenumărate enzime sînt în mod constant pe cale de a desface constituenții chimico-organici, dar alte enzime se opun în mod constant acestei eroziuni chimice, reconstituind structurile celulare, pornind de la elementele nutritive aduse din exterior și de la resturile acestei eroziuni. Pe baza deci a unei activități neîncetate, celula își menține integritatea structurilor sale și a unității funcționale. După ce o celulă moare, unitatea sa structurală și funcțională se prăbușește.

Datorită metabolismului, celula reușește să-și mențină un nivel ridicat, aproape constant, al energiei libere interne, o *stare staționară*, deși schimbul de materie și energie cu exteriorul este permanent: celula se găsește într-un echilibru dinamic cu mediul ei exterior — un echilibru metabolic și energetic.

Starea de echilibru a sistemului celular, sau „steady state”, trebuie înțeleasă în sensul că diferențele de potențial și concentrațiile ionice sînt invariabile în timp, adică fluxul net al fiecărui ion este zero. Pentru a realiza acest echilibru staționar celula cheltuiește în permanență energie.

1.2.2. MEDIUL INTRA- ȘI EXTRACELULAR

1.2.2.1. Mediul extracelular

Organismele unicelulare — protozoare — trăiesc într-un mediu apos, a cărui compoziție și concentrație moleculară poate fi cuprinsă între aceea a apei dulci și aceea puternic sărată (cu un conținut ridicat de săruri) a mărilor și oceanelor.

La organismele pluricelulare — metazoare — toate celulele trăiesc în mediu lichid apos care este plasma interstițială, sau „mediul interior” al organismului și care constituie mediul exterior celular — lichidul extracelular. La animalele superioare, compoziția cantitativă și calitativă a plasmelor interstițiale este foarte constantă; la animalele inferioare se pot produce însă modificări ale compoziției mediului extracelular, dependente într-o mare măsură de variațiile din mediul înconjurător.

Fie că este vorba de mediul de viață înconjurător, fie că este vorba de mediul interior al organismelor pluricelulare, mediul extracelular prezintă cîteva caracteristici fizico-chimice importante pentru viața celulelor.

Este un mediu apos căruia apa îi conferă toate proprietățile sale. *Apa-stabilizator termic*, proprietate derivată din căldura specifică mai mare decît a altor lichide; o căldură latentă de vaporizare, una dintre

cele mai ridicate — 539 calorii pentru apa la 100°C—; o căldură de fuziune coborâtă; o capacitate calorică ridicată; o conductibilitate termică mare. *Apa solvent*: apa este cel mai bun solvent cunoscut — în ea se solvă mai multe substanțe decît în oricare alt solvent; apa este un solvent polar cu o constantă dielectrică ridicată (constanta dielectrică a apei este de 78,5, a alcoolului etilic este de 24,3 și a benzenuului de 2,2). Ionizarea și reacția ionică, fenomene ce însoțesc solvarea substanțelor în apă, au mare importanță pentru viață. Apa ca solvent se mai caracterizează și prin aceea că este inertă și inofensivă din punct de vedere chimic: cele mai multe substanțe solvate în ea nu-și schimbă acțiunea specifică, rămînînd astfel nealterate pînă la utilizarea lor. Apa este necesară celor două reacții chimice fundamentale din oricare celulă: *hidrolizele* și *oxidările*. *Apa are proprietăți speciale*: este transparentă pentru lumină, ceea ce asigură reacțiile fotochimice ale unor celule specializate sau a unor organisme unicelulare; apa are o tensiune superficială ridicată, de care depind multe fenomene de suprafață.

Este un mediu oxigenat; gradul de oxigenare al mediului exterior, apos, al organismului unicelular depinde de coeficientul de solubilitate al O_2 (funcție la rîndul lui de temperatură și de salinitatea mediului, precum și de presiunea barometrică). La animalele pluricelulare gradul de oxigenare al mediului interior este destul de constant.

Are o anumită presiune atmosferică dependentă de presiunea mediului apos înconjurător, care poate varia de la 1 la 1000 atmosfere (pentru fiecare 10 m adîncime în apă, presiunea crește cu 1 atmosferă). Numeroase animale nevertebrate (moluște, gasteropode, viermi, echinoderme, crustacee) s-au adaptat la viața la presiuni ce merg pînă la 600 atmosfere; unii pești și batracieni, pînă la 300—400 atmosfere. Toleranța de adaptare a celulelor animale față de presiune a putut fi cercetată pe ouă de animale marine, cum ar fi cele de *Arbacia punctulata*, supuse la presiuni de pînă la 400 atmosfere.

Are o concentrație osmotică și un echilibru ionic, dependente de conținutul în electroliți, care variază de la acela a apei marine și pînă la acela a apei dulci. Importanța prezenței electroliților în mediul extracelular și în cel intracelular va fi arătată în capitolele următoare.

Are un pH ce oscilează neînsemnat în jurul neutralității $pH=6,8$ — $8,6$ pentru animalele din rîuri; $7,8$ — $8,6$ pentru animalele marine). Rezistența unor celule animale față de variațiile de pH este destul de mare la animalele inferioare și foarte restrînsă la cele superioare: pentru amoebă este de $4,2$ — $8,2$, iar pentru om este de $7,0$ — $7,8$.

Prezintă un anumit regim termic, față de care celulele animale manifestă o capacitate de adaptare variabilă. În general, zona biocinetică este cuprinsă între $+10^\circ$ și $+45^\circ C$; sînt însă animale care tolerează temperaturi mai ridicate de $+45^\circ$ și altele temperaturi mai coborîte de $+10^\circ C$.

Variațiile termice ale mediului extracelular influențează reacțiile metabolice celulare, în conformitate cu legea lui Van't Hoff. În cuprinsul limitelor compatibile cu viața, există zone — diferite după

specia considerată — cînd valoarea lui Q_{10} este mai mare și altele cînd este minimă: în zona optimului termic valoarea lui este minimă și crește cu cît ne îndepărtăm de aceasta.

1.2.2.2. Mediul intracelular

O celulă vie — mediul intracelular — nu este niciodată într-un echilibru fizico-chimic cu mediul său exterior — lichidul extracelular. Viața celulară necesită ca schimburi continue să-i fie asigurate cu mediul extracelular, din care-și ia elementele sale nutritive și în care elimină resturile metabolice acumulate în mediul său intracelular. Cînd schimburile acestea încetează, cînd survine echilibrul fizico-chimic între cele două medii, pentru celulă înseamnă moartea.

Deși mediul intracelular diferă în ceea ce privește compoziția sa fizico-chimică de la un țesut la altul, totuși diferențele caracteristice dintre acesta și mediul extracelular sînt aceleași (tab. 3): lichidul ex-

Tabelul 3

Compoziția ionică a mediului intracelular și extracelular

Mediul intracelular		Mediul extracelular	
Cationi	Anioni	Cationi	Anioni
K ⁺ 155	Cl ⁻ 8	K ⁺ 5	Cl ⁻ 110
Na ⁺ 12	HCO ₃ ⁻ 8	Na ⁺ 145	HCO ₃ ⁻ 27
Mg ²⁺ 15	*Prot ⁻ 60	Mg ²⁺ 2	Prot ⁻ 15
Ca ²⁺ 2	PO ₄ ³⁻ 90	Ca ²⁺ 2	PO ₄ ³⁻ 2
	Alții 18		
Total 184	184	154	154

* Prot⁻ — rest de proteină

tracelular are o concentrație cu mult mai ridicată în Na⁺ și Cl⁻, în timp ce lichidul intracelular este cu mult mai bogat în K⁺ și PO₄³⁻ și, de asemenea, și în diverși anioni organici (A⁻). Diferențelor de concentrații ionice le corespund și diferențe de potențial electric între interiorul membranei (electronegativ) și mediul extracelular (electropozitiv).

1.2.3. PERMEABILITATEA CELULARĂ

Generalități. De o parte și de alta a membranei periplasmatică (membrana celulară morfologică sau numai funcțională) există, așa cum s-a arătat deja, diferențe foarte marcante de concentrații ionice și de potențial electric. Este legitim să se admită că membrana ar pu-

tea să intervină într-o anumită formă în menținerea acestor diferențe. Membrana trebuie să funcționeze astfel încât elementele nutritive (săruri minerale, apă, oxigen, aminoacizi, oze, acizi grași și biocatalizatori) să intre în celulă și produșii de catabolism (bioxid de carbon, săruri minerale, amoniac — săruri de amoniu, uree, acid uric etc.) să iasă, cu multă ușurință, în timp ce substanțele idiogene, cu adevărat indispensabile funcționării sistemului celular, să nu o traverseze decât foarte greu, într-un sens sau în altul.

Cercetările întreprinse cu ajutorul izotopilor radioactivi, sau folosind substanțe toxice metabolice, au arătat că permeabilitatea membranei periplasmatică, ca și a endomembranelor, este strâns legată de activitatea metabolică a întregii celule; că permeabilitatea este selectivă, adică este diferită pentru diversele substanțe; că este dinamică, adică variază de la un moment la altul, pentru aceeași substanță, în funcție de schimbările care survin în mediul extracelular sau în metabolismul celular.

Permeabilitatea celulară măsoară tocmai ușurința cu care unele substanțe străbat zona periplasmatică superficială și sistemul de endomembrane.

Permeabilitatea celulelor este o însușire fundamentală a acestora, determinată de compoziția și structura materiei vii, de specificul reacțiilor biochimice care se petrec în sînul ei și de compoziția și concentrația mediului extern. La rîndul ei și permeabilitatea este determinată pentru felul și intensitatea reacțiilor metabolice ca atare, și pentru structura materiei vii și pentru însăși compoziția mediului. Între permeabilitatea celulelor și factorii ei determinanți există relații dialectice. Ea este susceptibilă să se schimbe după diverse condiții fiziologice sau experimentale.

Dinamica fiziologică a permeabilității celulare rămîne însă extrem de complicată. Dacă se știe destul de bine analiza manifestărilor sale, dacă se pot vedea pe viu modificările sale în cursul activităților celulare, dacă s-au elucidat unii dintre factorii ce-o influențează, ansamblul mecanismului său reprezintă încă în multe aspecte mari semne de întrebare. În lipsa mecanismului în întregime, s-au identificat totuși cîteva dintre verigile care sînt susceptibile de a fi utilizate în cursul acestor manifestări complexe și pe care le vom analiza în cuprinsul acestui capitol.

Majoritatea concepțiilor curente asupra problemelor permeabilității se bazează pe acceptarea *teoriei de membrană* care presupune că principala rezistență la pătrunderea în celulă a substanțelor din mediul extracelular, sau la ieșirea din mediul intracelular la exterior, este localizată la suprafața membranei periplasmatică, de condensăție lipo-proteică. Descoperirea sistemelor de membrane intracelulare, la nivelul organelor celulare, existența reticulului endoplasmatic și ergastoplasmei, continuitatea de la suprafața celulară pînă la nivelul nucleului a acestui sistem de membrane și natura biochimică asemănătoare, face ca problemele permeabilității celulare să devină mai complicate; în același timp, ele au făcut să crească interesul pentru studiul proprietăților membranelor și a permeabilității lor.

Teoriei membranei a permeabilității i se opune de către unii fiziologi *teoria sorbției, teoria biostructurii* ș.a.

Importanța teoretică și practică. Cunoașterea fenomenului de permeabilitate celulară ne permite nu numai înțelegerea justă a morfologiei și fiziologiei celulelor, ci și înțelegerea unor probleme de bază ale biologiei, cum ar fi: influența modificatoare a mediului exterior asupra animalelor; adaptarea organismelor acvatice la mediul lor de trai; explicarea unor fenomene funcționale (fenomenele bioelectrice, excitația și conducerea ei, transmisia la sinapse, mecanismul celular al proceselor de secreție și excreție la nivelul tractului gastro-intestinal și al rinichilor etc.).

Cunoașterea fenomenului are și importanță pentru activitatea practică imediată:

— modul de acțiune al medicamentelor, hormonilor și al altor substanțe biologice active la nivelul substratului celular; există multe dovezi care atestă că modul de acțiune al citorva agenți biologici activi este acela de a modifica permeabilitatea unuia sau a citorva tipuri de celule față de ioni sau față de substanțe nutritive;

— modul de acțiune al unor insecticide depinde strâns de nivelul permeabilității celulare.

1.2.3.1. Factorii ce influențează permeabilitatea celulară

Coeficientul de partaj. Dacă o substanță se află în prezența a doi solvenți nemiscibili în care ea este solubilă, se stabilește un echilibru de repartitie care, pentru o temperatură dată, depinde de solubilitatea respectivă a substanței în fiecare din cei doi solvenți. Dacă soluțiile sînt suficient de diluate și dacă corpul dizolvat este același în cei doi solvenți, raportul concentrațiilor C_1 și C_2 este o constantă la o temperatură dată:

$$\frac{C_1}{C_2} = K$$

în care:

K reprezintă coeficientul de partaj

Or, experiențele arată că pătrunderea a numeroase substanțe în celulă depinde nu de volumul moleculei lor, ci de coeficientul lor de partaj. Acest studiu a fost foarte fructuos pentru numeroase substanțe anestetice, foarte solubile în grăsimi și care, cu toată dimensiunea mare a moleculei lor, intră foarte ușor în celulă ca urmare a miscibilității în lipidele membranare și în apă. Astfel, solubilitatea în grăsimi a unei molecule are adesea mai multă importanță pentru a ușura pătrunderea sa în celulă, decît mărimea moleculei sale.

În această privință dăm următoarele exemple:

— dacă judecăm viteza de pătrundere a alcoolilor după acțiunea lor narcotică (după concentrația lor necesară să provoace fenomenul de narcoză), atunci alcoolii cu cea mai mare solubilitate în grăsimi pă-

trund mai ușor în celule decât alcoolii inferiori, mai puțin solubili în grăsimi, deși dimensiunea moleculelor alcoolilor superiori este mult mai mare, cum reiese din tabelul 4.

Tabelul 4

Concentrația narcotică și greutatea moleculară a unei serii de alcooli

Alcoolul	Greutatea moleculară	Solubilitatea în apă g/100 ml	Coefficient de partaj (lipide : apă)	Concentrația narcotică
Metilic	31,06		0,0097	5,0
Etilic	46,07		0,0357	1,6
Propilic	60,09		0,156	0,8
n-Butilic	74,12	7,9	0,588	0,15
Izoamilic	88,15	slabă	2,13	0,045

Dimensiunea moleculelor. Cu cât o moleculă este mai voluminoasă, cu atât ea are șansă mai mică de a pătrunde în celulă. Moleculele mari de hidrocarbonate sau de proteine pătrund rar în celulă prin mecanismele obișnuite ale permeabilității. Natriul (Na^+) pătrunde mai greu decât potasiul (K^+) (deși primul are greutate atomică mai mică, totuși în starea hidratată are un volum mai mare). Acest fapt este explicat după cei care admit existența membranei cu pori, prin mărimea diferită a volumului ionilor față de aceea a porilor membranei: diametrul K^+ ar fi de 2,2Å; diametrul Na^+ ar fi de 3,6Å; diametrul porilor ar fi de 3,2Å. Dar se pare totuși că talia are mai mică importanță decât coeficientul de partaj în penetrația celulară.

Gradul de ionizare. Făcînd să varieze pH-ul, se poate preciza efectul sarcinii electrice a unui electrolit asupra posibilităților sale de penetrație celulară. Pentru CO_2 , cînd pH-ul se mărește, disociația crește, dar penetrația diminuează, este invers cînd pH-ul scade. Pentru bazele slabe, cum sînt aminele sau alcaloizii, cînd pH-ul crește, disociația diminuează, dar penetrația se mărește. Acest fenomen are importanță mare în farmacologie, întrucît trecerea acestor substanțe farmacologice poate fi reglată prin schimbarea pH-ului din soluția ce acționează asupra celulelor.

În ansamblu, cu toată creșterea taliei moleculei, intrarea acizilor este, în general, cu atât mai rapidă cu cât gradul lor de disociație este mai mic.

Cu cât sarcina electrică a unui ion este mai mică — foarte mică — el are șansă mai mare de a pătrunde în celulă. Cationii monovalenți, cum sînt Na^+ și K^+ vor intra mai ușor decât bivalenții cum sînt Mg^{2+} și Ca^{2+} , iar aceștia mai ușor decât cationii trivalenți cum este Fe^{3+} . La fel, anionii monovalenți I^- și Cl^- intră mai ușor decât anionii bivalenți SO_4^{2-} .

Pe de altă parte, ionii cu aceeași valență nu intră toți cu aceeași ușurință. Ionul amoniu intră mai ușor decât potasiul și acesta mai ușor decât litiul. Aceasta depinde de hidratarea lor.

Pătrunderea ionilor din mediul extracelular în celulă se pare că se face pe baza unui schimb cu ionii din mediul intracelular. Ionii de hi-

drogen ce apar în activitatea metabolică celulară și cei de bicarbonat fac obiectul unui astfel de schimb: primii pentru cationi, ultimii pentru anioni. Schimbul între ioni fiind egal — ion pentru ion — diferența de potențial a membranei — potențialul constant transmembranar — este menținută.

Prezența ionilor nedifuzibili. Proteinele protoplasmatiche disociate nu pot difuza prin membrana celulară, constituind astfel ionii nedifuzibili, care determină o repartitie inegală a ionilor difuzibili de o parte și de alta a membranei, fenomen ce caracterizează „*echilibrul lui Donnan*”.

Metabolismul celular. Aici vom aminti doar experiențele făcute asupra leucocitelor, care au fost păstrate steril, timp de 24—48 ore în plasma lor — „*in vitro*”; pe măsura „*înaintării*” în vîrstă (a îmbătrînirii lor) se produce și o creștere a volumului, datorită pătrunderii apei din mediul exterior, cu toate că presiunea osmotică a acestuia era presiunea osmotică fiziologică, în care celulele trăiesc și în care își păstrează un grad de hidratare normală.

1.2.3.2. Mecanismele permeabilității celulare

Forțele care asigură trecerea substanțelor prin membrana periplasmatică se pot grupa în două categorii: a) *forțe pasive*, care nu necesită cheltuială energetică celulară, și b) *forțe active*, consumatoare de energie celulară.

Forțe pasive pot fi considerate următoarele:

- diferențele de concentrație de o parte și de alta a membranei periplasmatiche sau gradientul de concentrație (gradientul osmotic sau și potențialul chimic);

- diferențele de potențial electric de o parte și de alta a membranei periplasmatiche sau gradientul de voltaj (potențialul electric, potențialul constant transmembranar, potențialul de membrană);

- structura membranei periplasmatiche, care frînează mișcarea substanțelor.

Forțele active: difuziunea facilitată și transportul activ.

Transportul activ

Încă din 1895, Overton întrevede necesitatea existenței unui mecanism care să restabilească și să asigure menținerea gradientilor de concentrații ionice între mediile intra- și extracelulare; el arată că miocardul omului face cam $2,4 \times 10^9$ contracții în 70 de ani și totuși conține în interiorul fibrelor musculare o cantitate de K^+ tot atît de mare și o cantitate de Na^+ tot atît de mică și în tinerețe și la bătrînețe.

Mecanismul transportului activ, a cărui existență este confirmată astăzi de nenumărate date experimentale, permit înțelegerea unor fe-

nomene care nu pot fi explicate numai prin interacționarea forțelor pasive. În această categorie intră, de exemplu, mișcarea unui ion împotriva unui gradient de potențial electrochimic, sau mișcarea unei substanțe în sensul gradientului electrochimic, dar cu o viteză mai mare decât aceea prevăzută de legea a doua a termodinamicii. În ambele cazuri, variația energiei libere este pozitivă și pentru a se putea efectua acest travaliu este necesar să fie pusă în joc o cantitate de energie rezultată din procesele metabolice celulare.

Transportul activ de cationi. *Cationii monovalenți Na^+ și K^+ .* Folosindu-se ionii radioactivi ^{24}Na și ^{42}K , s-a putut stabili cu multă precizie fluxul de intrare (influxul) și fluxul de ieșire (efluxul) celor doi ioni, precum și viteza trecerii acestora prin membrane.

S-a constatat astfel că există în permanență un schimb de Na^+ și de K^+ în ambele sensuri, fluxul net arătând ceea ce a pierdut sau a câștigat celula. Deși gradientii electrochimici împing ionii Na^+ către interiorul celulei și ionii K^+ către exterior, totuși concentrația internă de K^+ și de Na^+ rămâne constantă. Înseamnă că există un mecanism activ care scoate din celule ionii Na^+ în exces și recuperează ionii K^+ care părăsesc celula, adică există un eflux activ de Na^+ și un influx activ de K^+ .

Iată cum s-a făcut dovada existenței acestui mecanism:

Efluxul activ de Na^+ . La începutul experienței se făcea o „încărcare” a unui axon de caracatiță cu ^{24}Na , folosind una din cele două modalități obișnuite: fie se injecta ionul radioactiv direct în plasmă, fie se puneă acest ion în soluția fiziologică ce scălda axonul (apa de mare — mediul natural de viață al caracatiței — a cărui compoziție este asemănătoare cu plasma interstițială a animalului), și se excita de repetate ori (în cursul excitării ionii de Na^+ pătrund în cantitate mai mare în celulă, iar cei de K^+ ies). Apoi fibra nervoasă („încărcată” cu ^{24}Na) era spălată cu grijă și pusă într-o soluție fiziologică fără ioni radioactivi, în care se măsura apoi radioactivitatea. S-au constatat următoarele:

— Eliminarea de ^{24}Na este foarte rapidă la început și apoi scade treptat ca intensitate, de unde concluzia că ea este proporțională cu concentrația interioară.

— Când temperatura mediului este modificată de la 18°C la 5°C , efluxul de ^{24}Na este rapid încetinit; revenirea la temperatura inițială intensifică din nou fenomenul.

— Dacă se intoxică preparatul cu cianură — inhibându-se prin aceasta metabolismul oxidativ — se observă o încetinire progresivă a efluxului de ^{24}Na ; dacă se blochează sinteza de ATP cu ajutorul 2,4-dinitrofenolului, se observă diminuarea treptată a efluxului de ^{24}Na (pe măsura consumării ATP-ului existent); dacă acum se injectează ATP în axon, se observă o reluare netă a efluxului. Deci travaliul acestei „pompe” care asigură scoaterea sodiului din celulă se efectuează pe seama energiei eliberate de către ATP.

— Se mai observă că, în urma îndepărtării K^+ din soluția fiziologică exterioară, efluxul de ^{24}Na este încetinit fără însă a fi complet

oprit; adăugarea de K^+ în baie este suficientă ca fenomenul să se reia la valoarea normală.

Transportul activ de Na^+ există și a fost studiat și în alte celule: în fibrele nervoase gigante ale miriapodelor, în eritrocitele umane, în pielea de broască (din exterior spre interior) în peretele vezicii urinare de broască etc.; acest mecanism intervine în formarea salivei și a altor sucuri digestive, în reabsorbția de Na^+ în tubul urinifer, în mușchii scheletici, netezi și cardiaci etc.

Influxul activ de K^+ . Prin experiențe analoge, în cursul cărora mediul extracelular — apa de mare — a fost încărcat cu ^{42}K , s-a putut dovedi existența unui mecanism de absorbție activă de potasiu: din timp în timp, axonul scos din mediul extracelular radioactiv și spălat cu grijă, a fost pus sub un contor Geiger și s-a măsurat radioactivitatea sa, deci încărcarea cu ^{42}K . S-a constatat și în acest caz că există o saturare progresivă în ^{42}K ce provine din mediul extracelular — soluția fiziologică — unde concentrația de potasiu este cu mult mai coborâtă decât în mediul intracelular. De asemenea, inhibitorii metabolismului și temperaturile joase încetinesc absorbția de ^{42}K , așa cum se întâmpla și în cazul sodiului radioactiv.

Influxul de K^+ și efluxul de Na^+ sînt deci activități care se realizează numai pe baza energiei libere celulare. Ar exista deci pe lîngă o „pompă” de Na^+ și o „pompă” de K^+ care asigură menținerea unei concentrații intracelulare de K^+ mai ridicată decât în mediul extracelular.

Cuplarea efluxului de Na^+ cu influxul de K^+ (pompa de sodiu-potasiu). Se pare că expulzarea activă de sodiu de către „pompa” de sodiu este cuplată cu introducerea activă de potasiu în mediul intracelular. Ar fi deci un schimb forțat de Na^+ pentru K^+ , realizat de către același mecanism energetic. La nivelul tubului urinifer ar fi un schimb forțat de Na^+ pentru H^+ .

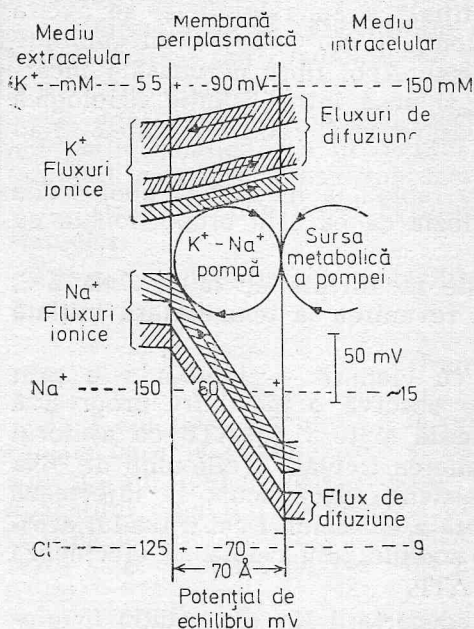


Fig. 14. Pompa de sodiu-potasiu.

Eccles a rezumat într-o schemă (fig. 14) schimburile de sodiu și de potasiu între mediul intracelular și mediul extracelular, așa cum se produc ele în fibra axonică în repaus (și aceasta ar fi valabilă chiar și pentru celulele neexcitabile). Schimburile prin difuziune (deci pe seama forțelor pasive), cuprind un flux important de K^+ ce iese (un eflux pasiv de K^+) și un flux mai redus de potasiu ce intră în celulă (un influx pasiv de K^+). Schimburile cuprind de asemenea un influx pasiv de Na^+ . Din cauza diferenței foarte mari de permeabilitate a

membranei pentru cei doi ioni, influxul de Na^+ și efluxul de K^+ sînt de aceeași ordine de mărime, cu toate că gradientii electrochimici sînt foarte diferiți. Deși forțele electrice și chimice care împing ionii Na^+ să intre în celulă sînt mult mai mari decît ușorul dezechilibru dintre forțele electrice și chimice care împing ionii K^+ să iasă, totuși prin permeabilitatea ei, membrana frînează mai mult trecerea ionilor Na^+ . Pompa ionică sodiu-potasiu, întreținută de către reacțiile metabolice, completează schimburile care se fac prin difuziunea pasivă cu mecanismul transferului activ: efluxul activ de Na^+ cuplat cu influxul activ de K^+ . Se realizează astfel pentru fiecare ion un echilibru dinamic: influxul total de Na^+ este egal cu efluxul total de Na^+ ; același lucru și pentru K^+ , influxul și efluxul de K^+ sînt egale. Astfel este asigurată constanța concentrațiilor intracelulare, în cei doi ioni.

Cationii bivalenți Ca^{2+} și Mg^{2+} . Literatura de specialitate este destul de săracă în informații care privesc transferul activ de Ca^{2+} și de Mg^{2+} , deși aceștia joacă rol important în echilibrul dintre anioni și cationi în excitabilitate și, mai puțin, în fenomenele de osmoreglare. Una dintre dificultățile cele mai mari în stabilirea naturii mecanismului schimburilor de calciu și magneziu a fost imposibilitatea stabilirii cantității exacte din aceste elemente aflate în stare de ioni (Ca^{2+} sau Mg^{2+}) în mediul intracelular. Se știe că unele animale marine (lame-libranhiatele, de exemplu) sînt capabile să absoarbă calciu dintr-un mediu foarte diluat. Astfel, o stridie, în cursul iernii, cînd a încetat să se mai hrănească, poate depune în scoica ei 35 g de CaCO_3 , ceea ce reprezintă calciul solvat în 32 litri apă de mare. La *Anodonta cygnaea* epiteliul marginii piciorului joacă un rol în absorbția calciului din mediul exterior; la fel, epiteliul branhiar. S-a mai arătat de asemenea că diferența de potențial electric ce există la nivelul mantalei unor moluște, variază în funcție de concentrația în Ca^{2+} a soluțiilor ce scaldă cele două fețe ale mantalei, ceea ce indică o participare a Ca^{2+} la generarea unui potențial bioelectric, ca și Na^+ și K^+ .

La nivelul axonului gigant de calmar, s-a putut stabili că valoarea raportului dintre influxul și efluxul de Ca^{2+} (M_1/M_e) este apropiată de unitate, ceea ce implică existența unui mecanism activ de transfer al Ca^{2+} intracelular (din axoplasmă) către mediul extracelular mult mai bogat; acest mecanism ce necesită cheltuială energetică este responsabil de distribuirea inegală a calciului între axon și mediul exterior.

Experiențe făcute cu ^{45}Ca au pus în evidență un transport activ al acestuia în retină, cu mult superior celui al unei simple difuziuni; efluxul de ^{45}Ca a fost încetinit prin temperatură joasă și a fost inhibat prin acid monoiodacetic, prin 2,4-dinitrofenol, NaF și KCN .

În privința Mg^{2+} -ului, lucrurile sînt mai puțin clare, și existența unui influx activ nu a fost dovedită în mod neîndoios.

Transportul activ de anioni. Dintre anioni, Cl^- este transportat activ la nivelul mucoasei gastrice, a pielii de broască, al branhiilor de anghilă și al ileonului de șobolan.

Iodul este acumulat la nivelul tiroidei.

Transportul anionilor pare să fie mai puțin specific decît transportul cationilor. Astfel, mucoasa gastrică poate substitui clorului, iodul sau

bromul. Clorul și bromul pot, de asemenea, să înlocuiască iodul la nivelul tiroidei.

Fosfatul, ca și ceilalți anioni, poate suferi procesul transferului activ.

Transferul unor substanțe organice. Printre substanțele organice, anumiți aminoacizi și unele zaharuri sînt la fel supuse transferului activ. Astfel, s-a studiat transportul acidului gama-aminobutiric în celulele nervoase ale cortexului cerebral de cobai, împotriva gradientului de concentrație: transportul activ al glicinei marcate cu ^{14}C la nivelul intestinului subțire și al colonului de broască țestoasă (*Testudo hermanni*).

Un studiu mai complex asupra transportului activ de aminoacizi s-a făcut la șobolanul anesteziat, urmărindu-se absorbția a 15 aminoacizi la nivelul jejunului (la 40—50 cm de pilor) „in vivo” și reflectarea întregului proces de transfer în activitatea bioelectrică a țesutului. În general, absorbția aminoacizilor modifică activitatea electrică de bază a intestinului, în sensul înlocuirii undelor lente (beta) prin secvențe scurte (3—7 c/s) (alfa). Următorii aminoacizi: glicocol, cistină, arginină, prolină, valină, leucină, treonină, lizină, acid aspartic și acid glutamic, cei mai activi din punctul de vedere cercetat, suscită secvențe α frecvente și destul de uniform repartizate timp de 15 minute; histidina, triptofanul și acidul alfa-aminobutiric prezintă o activitate mai slabă; iar un ultim grup, din care fac parte fenilalanina, tirozina și acidul gama-aminobutiric, sînt foarte puțin activi. Inegala activitate bioelectrică a grupelor de aminoacizi indicate mai sus poate fi discutată în legătură cu problema generală a mecanismului transferului activ și anume cu existența unei pluralități de zone active.

Transportul activ intracelular. Mitocondrii izolate pot acumula anumiți cationi cum sînt Ca^{2+} , Mn^{2+} și Mg^{2+} , precum și anionul fosfat din mediul de suspensie. Acest fenomen ne arată o relație directă între numărul de Ca^{2+} acumulați în mitocondrii și numărul de atomi de oxigen folosit în respirație; acumularea de Ca^{2+} în mitocondrii este împiedicată dacă respirația este blocată cu cianură ori dacă formarea ATP-ului este blocată cu 2,4-dinitrofenol. De asemenea, reamintim proprietatea ce o are reticulul sarcoplasmatic din fibrele musculare de a acumula Ca^{2+} .

Energetica transportului activ. Transferul activ prezintă două caracteristici: specificitatea și dependența de energetica celulară.

Specificitatea transferului. Specificitatea acestui mecanism nu este însă riguros absolută, deoarece ionii vecini din punct de vedere fizico-chimic pot fi substituiți ionului care este transportat prin mecanisme fiziologice. În cazul transportului activ al cationilor, ne putem aștepta la o schimbare între: Na și Li și între K, Rb, Cs. Într-adevăr, experiențe făcute cu eritrocite, fibre nervoase, piele de broască și alte structuri vii confirmă această posibilitate:

— ionul H^+ poate să înlocuiască K^+ și invers, ionul K^+ poate să înlocuiască H^+ în mecanismul de schimb al Na^+ și H^+ , la nivelul tubului renal;

— ionul Li^+ poate să substituie Na^+ , dar nu complet, fiindcă el se acumulează în interiorul celulei, ceea ce indică, în mod evident, că transportul nu se face în condiții optime.

— ionul Rb^+ și ionul Cs^+ pot înlocui K^+ la nivelul eritrocitelor, dar nu în totalitate; Rb^+ este un substituent mai bun decât Cs^+ ;

— ionul Na^+ nu poate substitui ionul K^+ și invers, ceea ce înseamnă că mecanismul lor de transport este puternic specific unul față de celălalt;

— Ni^{2+} poate substitui Ca^{2+} în musculatura scheletică;

— mecanismul de transport activ al anionilor pare cu mult mai puțin specific fiindcă el transportă indiferent Cl^- , Br^- sau I^- .

S-a admis că la nivelul molecular specificitatea transportului activ ar fi legată de existența unor sisteme structurale moleculare proprii pentru fiecare ion transportat sau pentru fiecare aminoacid (cum am amintit deja mai sus); nu există încă astăzi date experimentale care să sprijine această ipoteză.

Dependența transportului activ de energetica celulară. Transferul activ al ionilor este un mecanism legat de activitatea materiei vii, pentru că marea majoritate a celulelor au o compoziție anorganică diferită de aceea a mediului exterior. Schimbul forțat de Na^+ pentru K^+ apare ca mecanismul tip utilizat de către celule destul de diferite structural și funcțional, cum sînt cele din mușchiul de mamifere, pielea de broască, electroplaca de pește.

Schimbul forțat de Na^+ și de K^+ este specific și necesită furnizarea de energie, derivată din metabolism.

S-a constatat existența unui paralelism între încetinirea transferului cationilor la eritrocite și sărăcirea progresivă a acestora în rezervele de compuși fosforați. Fenomenul este reversibil, fiindcă adăugarea de ATP asigură reluarea, la nivel optim, a transferului; 2,4-dinitrofenolul (DNP) și fluoridzina, inhibă transportul activ la nivelul structurilor cum sînt mucoasa gastrică, rinichii, pielea de broască, electroplaca, axonul gigant de calmar sau de miriapode.

„Pool”-ul compușilor fosforați cu legături macroergice este alimentat de către metabolismul aerob sau anaerob. Ca urmare, dacă se blochează fosforilările oxidative, sau dacă se pune țesutul studiat în condiții de anoxie, se observă o diminuare a transportului activ. Cianurile inhibă absorbția de Na^+ prin branchia de *Eriocheir*, iar în absența de O_2 absorbția sărurilor este blocată la larvele de *Chironomus*.

Eritrocitele peștilor, batracienilor, reptilelor și păsărilor posedă lanțul citocromilor, al respirației aerobe și orice inhibare a acestuia interferează cu mecanismul transportului activ.

O chestiune mult controversată este astăzi raportul dintre travaliul furnizat de către transportul activ și travaliul total pe care-l poate efectua celula sau, cu alte cuvinte, cît reprezintă cheltuiala energetică a transportului activ din energia potențială a celulei?

Pentru tegumentul de broască, transportul activ de Na^+ este unul dintre procesele metabolice dominante. Astfel, un tegument care transportă un microechivalent de Na^+ în timp de o oră pe fiecare cm^2 , utilizează de două ori mai mult oxigen pe unitate de timp decât consumă același tegument în absența transportului de Na^+ .

În general, procesele de transport activ pentru moleculele organice consumă numai o mică fracțiune din energia metabolismului celular și de aceea ele nu afectează în mod substanțial intensitatea metabolismului.

1.2.3.4. Reglarea permeabilității

Permeabilitatea celulară și a epiteliilor este un fenomen complex, la efectuarea căruia forțele fizico-chimice de difuziune, osmoză, solubilitate, încărcătură electrică etc. joacă un rol important. Dar numai interacționarea acestora nu este suficientă. Factorul determinant este activitatea celulară: starea ei de excitație sau de repaus, viteza și calitatea reacțiilor metabolice celulare.

Nivelul schimburilor celulare este foarte mobil; el se schimbă de la un moment dat la altul, între limite mai largi sau mai restrânse, în strânsă dependență de modificarea metabolismului celular și de variațiile care se produc în compoziția mediului extracelular.

Pentru a putea face o analiză cât mai completă a factorilor capabili să modifice permeabilitatea celulară și a epiteliilor, îi grupăm pe aceștia în chimici, fizici, biologici.

Factorii chimici. Efectul salin (echilibrul ionic). Experiențele arată că permeabilitatea epiteliilor pentru unele substanțe este mai mare dacă acestea se află într-un mediu salin complex, decât dacă s-ar afla într-un mediu izotonic pur. Așa, permeabilitatea tegumentului de broască pentru zahăr este mai mare dacă acesta este solvat în ser fiziologic Ringer, decât dacă este solvat în soluție izotonică de NaCl.

În cazul animalelor acvaticе, în general, prezența unui anumit echilibru de ioni în apă are o importanță enormă pentru menținerea permeabilității normale a epiteliului branhiat față de apă și săruri. Crustaceii eurihalini (de tipul *Telphusa fluviatilis* și *Carcinus moenas*) pot trece din apele salmastre în ape puternic diluate și chiar în ape dulci, unde continuă să trăiască normal; dacă sînt păstrați puțin însă în apă distilată — fără săruri — ei elimină săruri și absorb apa cu o viteză mare, ceea ce duce la moartea lor.

Substanțele anestezice. Permeabilitatea este, în general, profund modificată de către narcotice și anestezici: în unele cazuri, permeabilitatea este micșorată față de unele substanțe (cum ar fi pentru apă și pentru electroliți), iar pentru altele este mărită (cum este cazul pentru uree). Concentrațiile mari de narcotice duc la paralizii ireversibile, ce se caracterizează printr-o creștere a permeabilității. Sensul modificărilor de permeabilitate depinde, în mare măsură, de concentrația anestheticului: uretanul, de exemplu, în concentrație slabă diminuează permeabilitatea membranelor, iar în concentrație ridicată o mărește.

Dozele narcotice de alcool etilic produc o inversiune a permeabilității normale. Așa, printr-o piele de broască apa se deplasează mai repede în sensul „interior către exterior” și o menținere la același nivel, sau chiar o creștere a permeabilității în celălalt sens.

La *Anodonta cygnaea*, menținută în apă dulce, derivații barbiturici-veronal, evipan și luminal, ca săruri de natriu — determină o creștere a conținutului de apă prin creșterea permeabilității branhiale și a mantalei.

La *Hirudo medicinalis*, cloralul hidrat, novocaina, eterul și cloroforul provoacă o creștere a permeabilității peretelui epiteliomuscular pentru apă și săruri, iar pentru uree o diminuare.

Alcoolul butilic micșorează viteza de pătrundere a glicerinei în eritrocitele de om, șobolan, iepure de casă și păsări și intensifică pătrunderea acestuia în eritrocitele de oaie, cal, ciine, liliac, porc, amfibieni și pești. Tiouracilul are o acțiune inversă.

Factori fizici. *Curentul electric* determină o creștere a permeabilității epiteliilor, așa cum arată nenumăratele lucrări în acest domeniu.

Căldura, favorizează permeabilitatea celulelor animale (celule cutanate, musculare, hematii) pentru coloranți, pentru glucoză, pentru Cl^- .

Lumina, în funcție de lungimea de undă, influențează în special permeabilitatea celulelor vegetale. Privitoare la acțiunea luminii asupra permeabilității celulelor animale, datele concludente lipsesc.

Factori biologici. *Starea de activitate a celulelor.* Procesul de excitație mărește permeabilitatea fibrelor nervoase și musculare pentru cationii Na^+ și K^+ .

Un mușchi în stare de activitate este permeabil pentru aminoacizi, pentru glucoză sau alte substanțe, în timp ce mușchiul în repaus nu este permeabil față de aceleași substanțe.

Permeabilitatea oului unor echinoderme (*Arbacia*), pentru apă și săruri minerale este mult crescută după fecundare, pentru ca din momentul începerii procesului de segmentare să-și revină la valoarea inițială.

O celulă pusă în condiții de viață foarte anormale, suferă o mărire a permeabilității membranelor sale; s-ar putea vorbi de un „șoc” la nivelul celular, care poate fi ireversibil dacă permeabilitatea rămâne completă, făcând posibilă astfel o nivelare a mediului intracelular cu mediul extracelular. Așa se întâmplă în cazul unei temperaturi prea ridicate, a unei stimulări prelungite peste un anumit timp, a unui toxic puternic.

Există deci o gamă întreagă de stări intermediare între excitație și moarte, care provoacă modificări ale permeabilității celulare ce nu pot fi interpretate izolat de schimbarea metabolismului celular (a activității celulare).

Influențe humorale-hormonale. Studiile întreprinse asupra pielii și peretelui vezicii urinare a amfibienilor au arătat că peptidele neurohipofizare stimulează atât componenta activă — transferul de Na^+ — cât și componenta pasivă — fluxul osmotic de apă. *Ocitocina* și analogele sale *arginin-vasotocina* și *lisin-vasotocina* măresc permeabilitatea pasivă a suprafeței externe a celulelor epiteliale față de Na^+ și apă și o stimulează a transferului activ de Na^+ la nivelul suprafeței interne a celulelor. *Vasopresina* mărește permeabilitatea epiteliului mucoasei vezicale pentru uree și Na^+ , prin acțiunea asupra barierei de difuziune și pentru apă prin acțiunea asupra barierei poroase (fig. 15); în acest fenomen un rol important probabil să joace calciul, deoarece se constată că un exces din acest ion inhibă efectul hormonului.

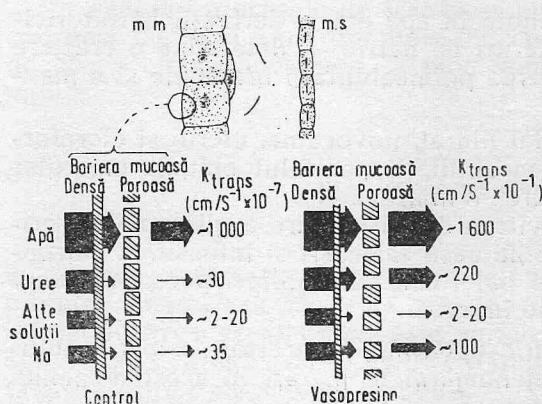


Fig. 15. Schema mecanismului de acțiune a vasopresinei asupra permeabilității celulelor epiteliale ale mucoasei vezicii urinare:

m.m. — membrana mucoasei; m.s. — membrana seroasei

ADH-ul permeabilizează epiteliul tubular contort distal și al tubului colector față de apă și stimulează pompa de sodiu la nivelul ansei lui Henle.

La nivelul epiteliului vezicii urinare de broască rîioasă, hormonul intensifică transferul de Na^+ dinspre partea mucoasă (interioară) către partea seroasă (exterioară); de asemenea, intensifică și trecerea apei în același sens, prin mărirea permeabilității membranelor la partea mucoasă a epiteliului.

Hormonii steroizi. Minerocorticoizii și aldosteronul

întrețin permeabilitatea normală a epiteliului tubular renal pentru Na^+ , K^+ , fosfați, aminoacizi și apă. *Propionatul de testosteron* și benzoatul de estradiol, tind să crească acumularea ^{65}Zn în ficat. *Testosteronii* și *dezoxicorticosteronul* favorizează pătrunderea xilozei în celulele mușchiului diafragmatic la șobolan; *estradiolul* are o acțiune mult mai slabă.

Alți hormoni. ACTH-ul mărește permeabilitatea celulară a suprarenalelor șobolanilor hipofizectomizați. *Insulina* intensifică trecerea glucozei, a 1-arabinozei, a D-xilozei și a aminoacizilor prin membrane, în special cele musculare. Prin această acțiune facilitează mai ales transportul glucozei din mediul extracelular în cel intracelular, opunându-se astfel acțiunii de impermeabilizare a membranei celulare musculare față de glucoză pe care o manifestă *hormonul somatotrop* și *glucocorticoizii* suprarenali. Acțiunea de permeabilizare față de glucoză manifestată de insulină asupra membranelor celulare depinde de concentrația acizilor grași liberi din sânge: creșterea nivelului acestora inhibă efectul insulinei. *Adrenalina* ar facilita pătrunderea Ca^{2+} în celulele musculare, ceea ce la rândul său ar influența concentrația fosforului anorganic și, în acest fel, dependent de nivelul ATP, ar controla activitatea hexokinazică. *Noradrenalina*, în concentrații mari, produce o mărire a celor două fluxuri de Na^+ și Cl^- în pielea de broască; în concentrație mică, determină numai o mărire a fluxurilor.

Influențe nervoase. La câini, în urma secționării ambilor nervi vagi, se produce moartea printr-un fenomen de edem pulmonar determinat, la rândul său, de modificarea permeabilității celulelor epiteliului alveolelor pulmonare.

Experiențele făcute asupra plămînuului de broască „in situ” au confirmat rezultatele obținute la câini: se introduce în căile respiratoare aeriene albastru de tripan și se constată că acesta trece mai repede în celulele alveolare ale plămînuului cu nervul vag secționat decît în cele la care nu s-a secționat nervul vag; secționarea fibrelor simpa-

tice întârzie pătrunderea colorantului. Extirparea lanțului nervos ganglionar la *Hirudo medicinalis* este urmată de modificări ale permeabilității sacului epitelio-muscular.

1.2.3.5. Pinocitoza

Semnificația fiziologică. Pinocitoza poate fi considerată ca un al treilea mecanism funcțional ce participă la realizarea schimburilor celulare cu mediul înconjurător; un mecanism de favorizare a pătrunderii din mediul extracelular în celulă a unor macromolecule insolubile și nedifuzibile, sau trecerea unor astfel de substanțe prin endoteliul capilar în spațiile interstițiale și de aici în celule ori invers.

Mecanismul pinocitozei. În desfășurarea procesului se pot urmări mai multe etape, schematizate astfel:

- la început, substanțele ce vor fi pinocitate, sînt adsorbite la suprafața membranei celulare; dovada acestui fenomen este faptul că în primele cinci minute absorbția ribonucleazei și citocromului, marcate cu ^{131}I nu este inhibată de către o serie de agenți care inhibă procesele metabolice;

- adsorbția particulelor încărcate electric pe suprafața celulei provoacă scăderea tensiunii superficiale a membranei și, ca urmare, apar „zbîrciturile” pe suprafața amoebei;

- unele procese cu caracter local fac ca zona respectivă din membrană să se adîncească, iar marginile să se unească și să se formeze astfel o *vacuolă pinocitozică*, care cuprinde substanța macromoleculară și apă. Deoarece acest proces poate fi mult încetinit prin răcire, sau poate fi inhibat prin inhibitori ai metabolismului, se consideră că este activ;

- urmează o migrare a acestor vacuole din zona superficială în profunzimea citoplasmei, în zona sistemelor Golgi, în apropierea nucleului; în același timp, vacuolele mari se zbîrcesc prin pierdere de apă, iar cele mici se unesc în unități mai mari;

- în ultima etapă, substanțele pinocitate sînt utilizate de către celule, așa cum au arătat experiențele de pinocitare a glucozei marcate cu ^{14}C , care a fost regăsită, după cîteva ore, în $^{14}\text{CO}_2$ -ul eliminat de către amoebă. Un rol important revine lizozomilor împreună cu care formează fagozomii. De asemenea, trebuie să ținem seama și de acțiunea enzimelor cuprinse în porțiunea de membrană periplasmatică care înconjoară vacuola pinocitozică.

Pinocitoza și fagocitoza. Pornind de la faptul că din punct de vedere microscopic, morfologic, ambele procese au o evoluție asemănătoare și că inhibitorii glicolizei suprimă în aceeași măsură și fagocitoza și pinocitoza, se poate considera că pinocitoza și fagocitoza diferă doar după natura substanțelor absorbite, ultima fiind o formă particulară a primei.

1.2.3.6. Permeabilitatea epiteliilor

Majoritatea epiteliilor absorb sau secretă lichide specifice ca bila, filtratul glomerular, suc gastric, umoarea apoasă, sudoarea, lichidul cerebro-spinal. Lichidul transportat primar poate să fie ori izotonic, ori hipertonic față de plasmă (secrețiile hipotonice la vertebrate apar ca rezultate din secreție izotonică urmată de reabsorbție hipertonică).

O analiză mai profundă a permeabilității membranei celulare epiteliale ne arată o strictă polarizare funcțională a acesteia, care poate fi reprezentată schematic ca în figura 16, după modelul imaginat de Ussing și colaboratorii săi.

Mecanismul intim ce stă la baza acestei polarizări funcționale a celulelor epiteliale și care asigură transferul transcelular al ionilor de Na^+ din mediul exterior dulcicol (deci o soluție salină foarte diluată) în mediul interior (o soluție salină complexă mult mai concentrată) prin epiteliul pielii de broască, ar funcționa ca în figura 17. Membrana dinspre mediul exterior al celulelor epiteliale (adică suprafața externă) are o permeabilitate mare pentru ionii Na^+ , dar este relativ impermeabilă pentru ionii K^+ , pe cînd membrana dinspre mediul interior al celulelor epiteliale (adică suprafața internă) are o permeabilitate ridicată pentru ionii K^+ și una scăzută pentru ionii Na^+ . Se admite, de asemenea, că suprafața internă este sediul unui mecanism de transport activ pentru Na^+ și, probabil, și pentru K^+ . Mișcarea transcelulară de Na^+ este concepută ca un proces în două faze: pătrunderea în celulă (din mediul exterior) se face prin suprafața externă și se caracterizează printr-un transport pasiv, în sensul unui gradient de potențial electrochimic; eliminarea din celulă presupune mișcarea ionilor Na^+ prin sistemul de transport activ localizat în structura membranei periplasmice interne (suprafeței interne). Ionii de K^+ prezintă, de asemenea, mișcări spre interiorul și exteriorul sucului celular, mișcări mult limitate, la nivelul suprafeței interne a celulelor epiteliate. Migrarea ionilor de K^+ la exterior din suc celular este descrisă ca un proces pasiv, care depinde de un gradient de potențial electrochimic, favorabil orientat; migrarea ionilor K^+ înspre interiorul sucului celular este descrisă ca fiind un transport activ. În

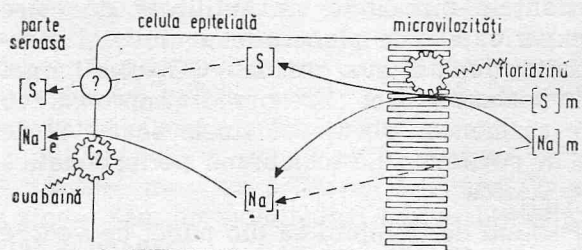


Fig. 16. Modelul lui H. Ussing privind la permeabilitatea polarizată a celulelor epiteliale.

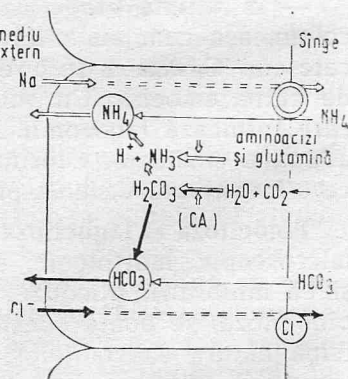


Fig. 17. Transferul sodiului din mediul exterior în singe.

concordanță cu acest model ipotetic (fig. 17) pătrundera activă a ionilor de K^+ și eliminarea activă a ionilor de Na^+ , depinde de un singur sistem transportor de membrană, o pompă de schimb 1:1 pentru $Na^+ : K^+$.

În starea staționară, acest sistem poate permite mișcarea continuă a ionilor de Na^+ dinspre exteriorul spre interiorul pielii de broască și reglarea conținutului de Na^+ și K^+ intracelular. Cantitatea de ioni de Na^+ intrați pasiv în celulă va fi echilibrată de ioni Na^+ transportați activ în afara celulei, înspre mediul interior. Mai mult, dacă pompa este schimbată (o fracțiune a raportului 1:1), cantitatea de ioni de K^+ intrați activ în interiorul celulei trebuie să fie echilibrată de o cantitate de ioni Na^+ eliminați activ. Finalul, cantitatea netă de K^+ difuzată în afară de celulă va rămâne egală cu cantitatea de K^+ care intră activ. Atâta timp cât aceste patru cantități rămân egale nu va fi intrare netă de cationi ai metalelor alcaline în interiorul sucului celular (acesta nu se va îmbogăți nici în sodiu, nici în potasiu).

Ionii Cl^- pot migra pasiv prin celulă în cantitate egală cu mișcarea ionilor de Na^+ prin celulă. Astfel, funcționarea acestui sistem ipotetic nu va schimba numărul particulelor osmotice active din interiorul sucului celular și, în concordanță cu aceasta, nu va prejudicia reglarea constanței volumului apei celulare.

Rolul mecanismului de pinocitoză. Grim sugerează că pinocitoza ar reprezenta mecanismul fundamental care poate „pompa” lichid prin epitelii; concentrația $NaCl$ din veziculele citoplasmice pinocitare ar determina un fenomen de „osmoză locală”, care ar duce la acumularea de apă în acestea și apoi eliminarea întregului lor conținut la suprafața laterală sau bazală a celulei. Această presupunere nu este sprijinită însă nici de observații morfologice și nici funcționale. Astfel, numărul veziculelor citoplasmice în celulele epiteliale este mic și poziția lor este întâmplătoare; numai uneori s-au putut observa, în număr mic, unele vezicule în contact cu membrana periplasmică printre microvilozități. Sistemele Golgi, în aceste celule, sînt slab reprezentate. De asemenea nu s-a putut observa o absorbție pinocitară de proteine în două experiențe în care vezicula biliară „pompa” o soluție Ringer ce conținea 4% feritină, timp de o oră.

Rolul mecanismului de cuplare a transportului de apă și săruri în epitelii. Multe experiențe au arătat că transportul de apă prin epitelii este pasiv și consecința secundară a gradientului osmotic local instalat în această structură prin transportul activ al unor săruri ($NaCl$ în vezicula biliară, HCl în stomac, sărurile biliare în ficat).

La nivelul ultrastructural, epiteliul ce realizează transportul de săruri și apă posedă canale lungi, înguste, deschise la un capăt și închise la celălalt, care trebuie să reprezinte calea transportului de lichid (spații laterale intercelulare, îndoituri bazale, canalicule intracelulare și o bordură în formă de perie, cu numeroase microvilozități) (fig. 18).

Faptul că cel puțin unele din aceste structuri pot servi această funcție, rezultă și din distribuția lor în aceleași organe la specii diferite. De exemplu, glanda de sare a păsărilor și tuburile distale de la șopîrle au îndoituri bazale, în timp ce glanda de săruri a reptilelor și tuburile

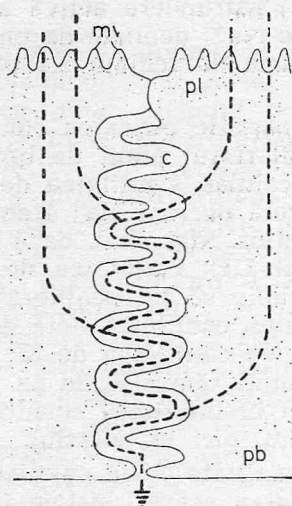


Fig. 18. Transportul de apă și săruri prin celulele epitelului intestinal:

pl — polul lumenal; pb — polul bazal;
mv — microvilozități; l — lumenul intestinal; c — spațiul intercelular.

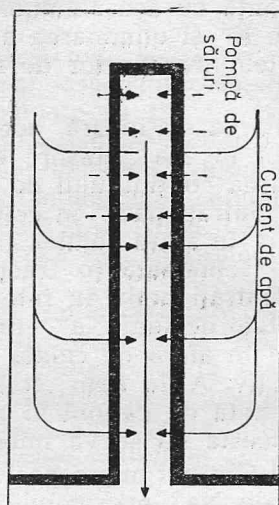


Fig. 19. Schema mecanismului ce asigură instalarea echilibrului osmotic în cursul trecerii apei și sărurilor spre mediul intern.

distale de la crocodil au spații laterale. Aspectul morfologic esențial, comun diferitelor structuri subcelulare menționate mai sus, este prezența spațiilor lungi și înguste, pline cu lichid și, în general, închise la capătul dinspre soluția din care derivă materialul transportat și deschise la capătul dinspre soluția spre care este transportat acest lichid. Aceste spații se dilată atunci când are loc un transport maxim, dar sînt reduse în toate condițiile care inhibă transportul. Consecința fiziologică esențială a acestei geometrii ultrastructurale dinamice este că echilibrul osmotic se va instala progresiv de-a lungul unei asemenea structuri (fig. 19); va exista deci un gradient osmotic staționar în însuși epitelu, concentrația osmotică scăzînd progresiv înspre capătul deschis al canalului.

Probabil, un mecanism de transport activ transferă sărurile din celulă în canal, făcînd conținutul său hipertonic și asigurînd o absorbție osmotică de apă din mediul intracelular. Sărurile se vor deplasa prin difuziune, în virtutea gradientului de concentrație, înspre capătul deschis al canalului. Tot mai multă apă va intra osmotic, de-a lungul canalului, reducînd astfel osmolaritatea soluției, astfel că, la ieșirea din canal, lichidul va fi izotonic. În funcție de modificarea parametrilor sistemului, se va modifica și osmolaritatea lichidului eliminat la polul bazal al epitelului, în flux continuu.

Importanța fiziologică a acestui mecanism este mare, datorită potențialului său. Concentrația osmotică a lichidului ce iese prin deschiderea canalelor, depinde de cinci parametri: lungimea canalului, diametrul lui, permeabilitatea pentru apă a membranelor, mărimea transportului de săruri și coeficientul de difuziune al acestor săruri în so-

luția din canal. În condițiile unor parametri adecvați, sistemul acesta cu gradient osmotic staționar poate elimina, la polul bazal al epiteliului, lichide hipertone (față de mediul intracelular așa cum este cazul în segmentele distale ale tubilor renali sau în glanda de sare a păsărilor).

Există însă și probleme cantitative ridicate de acest cuplu apă—săruri. De exemplu, este de așteptat ca sărurile transportate activ să difuzeze din celulele transportoare înaintea stabilirii echilibrului osmotic, lăsând lichidul transportat întotdeauna hipertonic. Multe epiteliile transportă lichide izosmotice și, în cazul veziculei biliare, diferențele experimentale, între care osmolaritatea absorbatului și cea a plasmei sînt identice, sînt mai mici de 2%. Este de asemenea de semnalat faptul că, în acele organe care formează secreții hipertone, lichidul transportat este tot hipertonic la cea mai scăzută valoare de transport, cînd este de așteptat un echilibru osmotic aproape complet.

Localizarea preferențială a mecanismului de transport activ (a pom-pelor de săruri) spre capătul închis (lumenal) al canalelor laterale intracelulare, în vezicula biliară și intestin, se sprijină pe o serie de fapte. Unele indicații sînt date de distribuția mitocondriilor, cu frecvența mai mare înspre polul lumenal (apical) al celulelor epiteliului din vezicula biliară la iepure; după datele furnizate de Tormey și Diamond (1967), numărul mitocondriilor din jumătatea bazală a celulelor reprezintă doar 50—80% din numărul mitocondriilor aflate în regiunea apicală. Alte indicații sînt furnizate de către studiile histochemice de localizare a „pompei ATP-azice” (prin precipitarea fosfatului anorganic rezultat), deși nu s-a putut observa o dependență $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP}$ -azică; dimpotrivă, s-a stabilit că activitatea ATP-azică ar fi activată de către Ca^{2+} și nu ar fi inhibată de către ouabaină. Probabil că metoda de localizare a distribuției sărurilor (în special a NaCl) în țesuturi și celule, prin înghețarea rapidă a acestora, va fi în măsură să furnizeze date despre existența gradientului osmotic staționar ca factor de mișcare a apei prin epiteliu.

2.

INTEGRAREA ORGANISMULUI PLURICELULAR

2.1. MECANISMELE INTEGRĂRII

Organismul animal pluricelular, de la formele sale cele mai inferioare de organizare — spongieri, celenterate — pînă la cele mai evolute — mamiferele — funcționează ca un sistem unitar în continuă autoreînnoire, în stare staționară și în unitate permanentă cu mediul lui de viață cu care realizează un schimb neîntrerupt de materie și energie.

Expresia unității interne este constanța „mediului intern” (C. I. Bernard, 1859) sau „homeostazia” (Cannon, 1929), incluzînd aici atît întreaga organizare cît și funcționare a organismului. Aceasta nu exprimă însă nici fixitate, nici echilibru mecanic, ci, dimpotrivă, o continuă variație, ceea ce îi conferă caracterul de „stare staționară”.

Expresia unității organismului cu mediul este capacitatea acestuia de adaptare permanentă, echilibrul dinamic.

Atît unitatea internă cît și cea cu mediul înconjurător, care nu re-

prezintă decît două aspecte ale aceluiași atribut fundamental și condiție a existenței fiecărui sistem viu, integralitatea, sînt asigurate de un mecanism funcțional integrator complex.

Componentele principale ale acestui mecanism pot fi grupate în trei categorii fundamentale, așa cum sînt reprezentate și în figura 20.

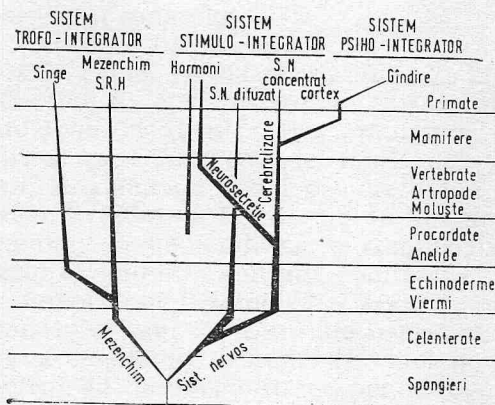


Fig. 20. Sistemele integratoare în regnul animal :

S.N. — sistemul nervos ; S.R.H. — sistemul reticulo-histiocitar

2.1.1. SISTEMELE TROFO-INTEGRATOARE

Mezenchimul și componentele active ale sistemului reticulo-histiocitar, pe de o parte, sângele și limfa pe de altă parte, realizează ansamblul de dialog ce unifică tot ceea ce are legătură cu fenomenele trofico-nutritive.

2.1.2. SISTEMELE STIMULO-INTEGRATOARE

Aparatul nervos și endocrin prin mesagerii lor bioelectrici (influxurile nervoase) și chimici (hormonii extind dialogul la toate sectoarele corpului și ale acestuia cu mediul înconjurător. Ele constituie, dealtfel, trunchiul mecanismului integrator la toate grupele de animale.

Sistemul nervos, datorită organizării și funcționării sale, dispune de o rețea de informație rapidă cu ajutorul căreia percepe orice modificare a factorilor fizici, chimici, metabolici din mediul intern, ca și din cel extern; în același timp, dispune de mecanisme efectoare rapide și precise, cu ajutorul cărora poate să reajusteze într-un timp scurt și cu maximum de eficiență funcționarea interioară și comportamentul animalului în mediul său de viață.

La animalele inferioare — spongieri, celenterate, viermi — dialogul acesta, stabilit prin sistemul nervos, apare sub forma unui mecanism elementar: excitație—reacție.

Pe măsura dezvoltării sistemului nervos, atât relațiile interne cât și mai ales acelea ale organismului cu mediul de viață, se diversifică, devin mai complexe; dialogul simplu, linear, excitație—reacție, devine o adevărată conversație între informațiile senzoriale, controlul, prelucrarea lor, ca și alegerea răspunsurilor posibile cele mai potrivite.

Activitatea reflexă elementară se dezvoltă, se perfecționează, devenind treptat-treptat activitate comportamentală complexă — activitate nervoasă superioară.

Componentele funcționale ale sistemului nervos integrator. Diferenții centri nervoși realizează anumite acte reflexe, dar activitatea lor nu se desfășoară izolat a unuia față de ceilalți ori invers. În realitate ei fac parte din adevărate sisteme funcționale unitare. Așa este sistemul motor somatic cu cele două componente ale sale: sistemul extrapiramidal și sistemul piramidal care asigură, în special integrarea organismului în mediu (integrarea externă) și sistemul motor vegetativ, care asigură integrarea internă a organismului. Ele nu funcționează izolat, independent, unul față de celălalt. Dimpotrivă, atât structural cât și funcțional interrelațiile lor sînt așa de strînse, de complexe, încît pot fi considerate ca și componente ale unui mecanism funcțional mai larg — sistemul motor.

Activitatea acestuia este puternic interconectată cu aceea a sistemului senzitiv — sistemul analizatorilor: centrii motori (centri ai actelor reflexe) prelucrează și valorifică o parte, mai mare sau mai mică, din informația senzorială pe care o asigură diferenții analizatori.

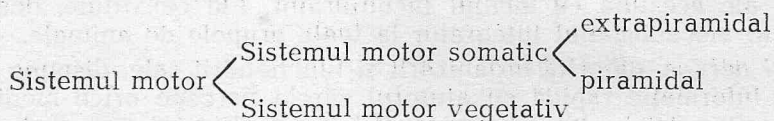
Interconectarea acestora, integrarea unitară a întregului sistem nervos este asigurată, la mamifere — într-o măsură mai mică și la păsări

— prin funcționarea cortexului cerebral, la nivelul căruia există atât proiecția superioară a sistemului senzitiv, cit și a celui motor (somatic și vegetativ). La celelalte grupe de vertebrate, la care cortexul cerebral este slab dezvoltat sau practic lipsește, integrarea senzitivo-motoare este realizată de sistemul talamus — corpii striati (este vorba despre formațiunile cele mai vechi ale acestor nuclei).

La nevertebrate, integrarea senzitivo-motoare cea mai complexă și mai adecvată este realizată la nivelul ganglionilor cerebroizi, pe aceleași baze fiziologice ca și la vertebrate.

În rezumat, putem reprezenta componentele funcționale ale sistemului nervos integrator ca mai jos (pentru mamifere):

Sistemul senzitiv — analizatorii



Cortexul cerebral — activitatea nervoasă superioară.

La capitoul despre fiziologia sistemului nervos se vor discuta, la nivelul adecvat, problemele privitoare la funcționarea fiecărui sistem în parte.

Funcția integratoare a sistemului nervos este întregită de aceea a sistemului endocrin. Ca și influxurile nervoase, hormonii sînt mesageri purtători de informație. Numai că aceasta nu se propagă sub forma unei unde bioelectrice de-a lungul nervilor și centrilor, ci este transportată ca o anumită substanță chimică în sânge sau limfă. Acești mesageri chimici au întotdeauna o origine precisă și specifică, și o anumită acțiune, constantă — au deci o individualitate chimică și funcțională, purtătoare a unei informații, ca și influxul nervos. Mesagerii chimici — hormonii — intervin mai lent, dar acțiunea lor poate să fie mai profundă și de lungă durată, în așa fel încît acțiunii lor fiziologice i se poate adăuga și una morfologică.

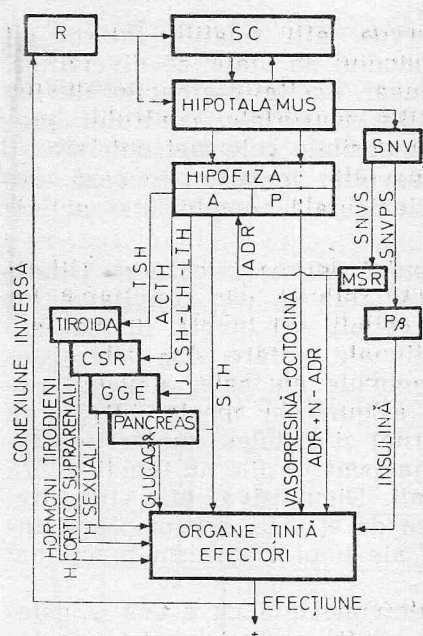


Fig. 21. Schema generală a mecanismului neuro-endocrin de reglare:

C.S.R. — corticostuprenala; M.S.R. — medulostuprenala; G.G.E. — glande genitale endocrine; P — pancreas; S.C. — scoarța cerebrală

Sistemul endocrin acționează în strînsă interacțiune cu sistemul nervos, alcătuiind sistemul stimulo-integrator, neuro-endocrin (fig. 21); în cadrul acestuia, sarcinile aparatului endocrin sînt mai mult interne și în permanență supuse unui control regulator nervos, a cărui activitate însă o poate influența puternic.

2.1.3. SISTEMUL PSIHO-INTEGRATOR

Realizat odată cu procesul de *corticalizare*, clar exprimat la mamiferele superioare și perfecționat odată cu *frontalizarea* atinsă de om, el nu mai unifică doar pure stimulări, ci integrează mai ales psihismul indivizilor, grație gândirii, limbajului.

Studierea și cunoașterea sistemelor integratoare, principiile de funcționare, randamentul și limitele eficienței lor, constituie una din sarcinile fiziologiei animale.

2.1.4. FUNCȚIONAREA MECANISMELOR INTEGRATOARE

Sistemele integratoare din corpul animal funcționează după principiile cibernetice ale mecanismelor automate de comandă și control.

Toate sînt sisteme închise de tipul acelor în care ieșirea (efecțiunea) este determinată atît de intrare cît și de ieșire printr-o buclă de retroacțiune. Acest mecanism permite să se compare în permanență efectul produs cu mărimea de intrare, pe baza unui transport recurent de informație de la efortorii implicați, deci pe baza unei conexiuni inverse.

A no h i n, încă din 1957, aprecia că principiul conexiunii inverse, care era deja cunoscut în fiziologie din secolul trecut și denumit la începutul secolului nostru (prin 1935) „aferentație inversă” sau „aferentație sancționatoare”, este principiul cibernetice fundamentale, comun atît mecanismelor automate de comandă și control cît și mecanismelor de reglare din organisme vii.

Cum marea majoritate a mecanismelor de reglare tind să readucă la valoarea fiziologică parametrii funcționali (variabilele controlate), conexiunea inversă cel mai frecvent întîlnită este de tip negativ.

Sînt însă și situații cînd intervine în reglare un mecanism de feed-back pozitiv — o retroacțiune pozitivă. Un astfel de mecanism asigură evoluția normală a metamorfozei mormolocilor de broască și poate fi reprezentat astfel: tiroxina (hormonul tiroidian) pe care glanda tiroidă a mormolocului o secretă în cantitate mică și care declanșează prima etapă a metamorfozei, acționează și asupra hipotalamusului, stimulînd dezvoltarea eminenței mediane. În aceste condiții, un *mesager chimic* produs de hipotalamus (TRF) acționează asupra hipofizei anterioare provocînd secreția, în aceasta, a *tirotropinei* (TSH); trecut în sînge, acest hormon hipofizar ajunge la tiroidă unde stimulează și mărește producția de *tiroxină*, ceea ce asigură realizarea rapidă a fazelor următoare ale metamorfozei. Mecanismul asigură deci intensificarea acțiunii care l-a declanșat. În majoritatea cazurilor, retroacțiunea pozitivă (feed-back-ul pozitiv) amplifică și menține variația factorului variabil, determinînd stări nefiziologice de suprasolicitare a organismului.

Componentele fiecărui sistem de reglare din organismul animal pot fi reprezentate ca în figura 22.

Parametrul reglat (variabila controlată) reprezintă sursa de mesaje informaționale captate de un sistem sensibil specific — *receptorul*. Acesta traduce mesajul informațional senzitiv într-un mesaj propriu

sistemului viu — influxul nervos — în care informația despre mărimea variației este codificată sub forma frecvenței acestora.

O cale de intrare — nervii aferenți — asigură transportul influxurilor nervoase la computerul de prelucrare și comandă, *centri nervoși* ai sistemului regulator implicat. Aceștia elaborează un *mesaj efector-corector* — influxuri nervoase eferente (sau hormoni) — care, pe o *cale de ieșire*, ajung la *sistemul motor efector*. Prin funcționarea lui, acesta modifică valoarea parametrului reglat în așa fel încât anulează variația acestuia care a declanșat intrarea în acțiune a mecanismului regulator.

După un astfel de mecanism se reglează, de exemplu, presiunea arterială, tensiunea CO_2 -ului în sânge etc.

Eficiența (randamentul) unui astfel de sistem de reglare este măsurată prin amplitudinea acțiunii corective a efectorului ca răspuns la o schimbare de o unitate a parametrului reglat. Cu cât eficiența este mai mare, cu atât parametrul (variabila controlată) este menținut mai aproape de nivelul standard.

Trebuie să mai subliniem faptul că, în organismul animal, există un număr mare de mecanisme reglatoare și că activitatea fiecăruia în parte se află sub un *control dominant* (fig. 22) — centri din segmentele superioare ale axului nervos central — care acționează atât asupra centrilor de comandă cât și asupra receptorilor (formațiunea reticulată a trunchiului cerebral poate elabora influențe inhibitoare ori facilitatoare asupra centrilor, dar poate modifica și sensibilitatea receptorilor auditivi sau a celor gustativi; adrenalina, eliberată în cursul unor emoții sau a unui exercițiu fizic intens, are o acțiune modificatoare asupra baroreceptorilor zonelor reflexogene, schimbând astfel nivelul variabilei controlate, adică a presiunii arteriale centrale, pe lângă efectele sale specifice asupra efectorilor: creșterea forței de contracție a miocardului și mărirea tonusului arteriolelor; hormonii corticalei suprarenale acționează asupra sistemului efector, modificând reactivitatea vaselor.

La mamifere și la om, controlul dominant îmbracă forma cea mai complexă și cea mai precisă; el este realizat de cortexul cerebral și de nucleii subcorticali împreună cu care formează sistemul integrator cortico-hipotalamic. Datorită acțiunii acestuia, toate sistemele de reglare sînt legate între ele în așa fel încît formează un mecanism complex, unitar (v. fig. 21). Lucrul acesta apare suficient de evident dacă urmărim principalele verigi care sînt solicitate cu ocazia unei activități musculare voluntare: ridicarea unei greutăți.

Prima etapă funcțională constă într-o reprezentare mintală a mișcării de executat, în care individul trebuie să țină seama de importanța obiectului, de greutatea sa, de amplitudinea deplasării de realizat

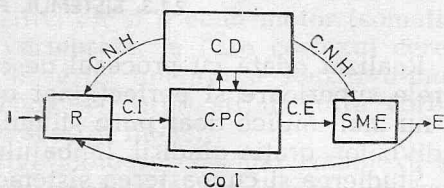


Fig. 22. Schema unui mecanism de comandă și control:

I — variabila controlată; *R* — receptor; *C.I.* — calea de intrare; *C.P.C.* — centru de prelucrare și comandă; *C.D.* — centru de control dominant; *C.E.* — cale de ieșire; *S.M.E.* — sistem motor efector; *E* — efectiune; *Co.I.* — conexiune inversă; *C.N.H.* — cale nervoasă și humorală.

etc. Urmează faza declanșării ordinelor motoare care comandă executarea. Mișcarea trebuie să fie perfect coordonată, ceea ce comportă o activitate sincronă sau succesivă a diferitelor grupe musculare, activitate comandată de către centrii nervoși specializați. Dar mai este necesar ca individul, cu ajutorul unei activități musculare cu mult mai generale, să mobilizeze regiunile de inserție imobilă a mușchilor activi solicitați în cursul mișcării și să ia o atitudine generală care să-i permită să execute corect mișcarea. În cursul activității, echilibrul individului poate să fie deranjat, de unde intervenția, în tot timpul, a unei reglări și coordonări a activităților musculare.

Dacă aceste mișcări antrenează un travaliu muscular însemnat, vor rezulta, în același timp, repercusiuni asupra totalității funcțiilor. Suplimentarea cheltuielilor energetice ale activității musculare va fi asigurată printr-o irigație sanguină a acestora, intensificată proporțional (vasodilatație la nivelul teritoriilor musculare solicitate). Vasodilatației locale i se suprapune o mărire a debitului circulator general, prin creșterea travaliului cardiac. Apare necesitatea eliminării surplusului de CO_2 și aprovizionarea cu cantități sporite de oxigen, lucru ce se realizează prin creșterea debitului circulator. De asemenea, sînt mobilizate rezervele de glicogen și menținerea constantă a glicemiei. Intensificarea reacțiilor energetice musculare mărește termogeneza și tendința de creștere a temperaturii corpului, ceea ce pune în joc mecanismele de termoreglare.

Particularitățile funcționale ale sistemelor integratoare și bazele fiziologice ale lor vor fi analizate în cadrul diferitelor capitole.

2.2. SISTEMUL ENDOCRIN INTEGRATOR

Aparatul secretor endocrin realizează sarcini reglatoare integratoare, ca și constituent al sistemului stimulo-integrator. Funcția lui principală este elaborarea mesagerilor chimici purtători de informație specifică — *hormonii*.

Notiunea de „secreție internă” a fost introdusă în fiziologie de către Cl. Bernard (1855), iar substanțele rezultate au fost definite de către Brown—Sequard și d'Arsonval (1891) ca „produși solubili speciali ce pătrund în sânge și ajung să influențeze, prin intermediul acestui lichid, celelalte celule sau elemente anatomice ale organismului”.

De la primele experiențe de castrări și grefe, făcute la păsări de către Berthold (1849) și pînă astăzi, cercetarea endocrinologică s-a dezvoltat enorm. La studierea multiplelor aspecte ale fiziologiei sistemului endocrin un aport substanțial și valoros l-a adus școala românească de endocrinologie, al cărei întemeietor și animator neobosit a fost, mai ales, prof. C. I. Parhon.

Numărul substanțelor active cuprinse în grupa hormonilor este foarte mare, ca și acela al componentelor aparatului endocrin. De aici

necesitatea unei sistematizări atât a structurilor capabile de activități homogene cât și a hormonilor produși.

Având în vedere criteriile clasice, stabilite de Gley, pentru definirea unei glande endocrine și activitatea diferitelor categorii de hormoni, vom adopta împărțirea și tratarea sistemului endocrin în cele trei diviziuni: 1) *sistemul endocrin glandular*; 2) *sistemul endocrin tisular*; 3) *sistemul neurosecretor*.

Metode de studiu ale glandelor endocrine. Metode anatomo-morfologice care constau în delimitarea topografică a poziției glandei față de celelalte organe, legăturile nervoase și vasculare, greutatea lor în funcție de vîrstă și în condiții fiziologice diferite, ca și aspectul structural microscopic în aceleași împrejurări.

Metode anatomo-clinice care urmăresc să stabilească relația dintre aspectul anatomic structural al glandelor și stările funcționale ne-normale în cursul unor boli.

Metode biochimice de purificare, analiză și sinteză a hormonilor și de stabilire a schimburilor biochimismului general al organismului provocate de excesul sau lipsa unui hormon.

Metode fiziologice care constau în suprimarea funcțională a unei glande și urmărirea consecințelor imediate și tîrzii; administrarea de extracte de glande sau hormoni purificați (ori de sinteză) și observarea efectelor; grefarea de țesut glandular asemănător etc.

2.2.1. HORMONII

Criteriile ce definesc un hormon. *Criteriul originii.* Orice hormon este sintetizat în puncte precise ale organismului de către celule secretoare specializate. Acestea pot fi localizate în organe glandulare specializate — *glande endocrine* — sau în *țesuturi*, care cumulează secreția hormonală cu o funcție diferită; exemplu tipic de această categorie este intestinul duodenal, locul de producere a numeroși *hormoni locali* (v. fig. 234).

Localizarea sursei hormonale asigură controlul și reglarea funcției sale, fie de către sistemul nervos, fie de alți factori hormonal.

Natura chimică. Fiecare hormon este purtător al unui anumit mesaj informațional codificat în însăși natura chimică a lui; fiecare este deci o „personalitate chimică” care nu poate fi substituită de un alt „individ chimic” natural. S-au obținut mulți analogi de sinteză capabili să manifeste aceleași proprietăți fiziologice ca și hormonii naturali, dar acest lucru nu infirmă criteriul chimic de definire al fiecărui hormon.

După natura chimică, hormonii aparțin la două categorii de substanțe organice: a) proteine și b) steroizi. *Hormonii proteici*, la rîndul lor, se pot grupa, în funcție de mărimea și complexitatea moleculei lor, în: *proteohormoni* (STH, TSH, ACTH, gonadotrofinele, insulina, parathormonul); *peptidhormoni* (octopeptidele neurohipofizare: ocitocina și vasopresina); *tirozinhormoni* (tiroxina, noradrenalina, adrenalina). *Hormonii steroizi* cuprind hormonii sexuali, corticosuprarenali și ecdisonii nevertebratelor.

Criteriul fiziologic este dublu. Orice hormon este rezultatul unei activități specifice și este eliminat de către celula secretoare direct în mediul intern — în sânge — și din această cauză concentrația lui în sângele eferent este mai mare decât în cel aferent glandei. Viteza cu care sînt secretați hormonii nu este uniformă; unii dintre ei sînt secretați după un ritm zilnic — hormonii suprarenali; alții, după un ritm ciclic — hormonii sexuali feminini — ce corespunde etapelor ciclurilor sexuale, sarcinii ori lactației; alții, cum este insulina ori aldosteronul, sînt secretați în funcție de concentrația zahărului (primul) sau sodiului (al doilea) în sânge; debitul de producere al hormonilor tiroidieni este în raport strîns cu temperatura exterioară. Această variabilitate a debitului hormonogenezei atestă faptul că anumite circumstanțe ale mediului sau de nutriție dau naștere la semnale informaționale corespunzătoare care duc la celulele producătoare de hormoni „instrucțiuni” de eliberare și producere a unei cantități mai mari sau mai mici din secreția lor.

Necesitatea unui flux continuu de secreție, cu intensitate variabilă însă, derivă din faptul că, deși toți hormonii își exercită efectele lor în concentrații catalitice, ei se consumă permanent. Fiind purtător al unui mesaj codificat în structura sa chimică, fiecare hormon este „recunoscut” numai de o anumită categorie de efectori, de „organe țintă”, care manifestă o sensibilitate mărită față de acțiunea sa și determină astfel o acțiune specifică. Este necesar să precizăm că hormonii, acționînd asupra diferitelor categorii de celule, măresc sau diminuează viteza unor reacții metabolice cheie — limitante; ei nu determină sau declanșează niște reacții noi în celulă — acestea s-au realizat în cursul diferențierii celulelor respective. Glandele endocrine au un rol central în reglarea tuturor actelor importante ale vieții animalelor: în reproducerea speciilor și în toate funcțiile asociate cu aceasta, în creșterea și diferențierea structurală și biochimică, în adaptarea la condițiile mediului exterior etc.

După natura efecturilor și a funcțiilor ce revin acestora în cadrul sistemului viu, acțiunile determinate de hormoni pot fi grupate în: morfogenetice și de creștere, metabolice-energetice, sexuale-reproducere.

În organism, diferiții hormoni nu acționează independent unul față de celălalt, ci într-o strînsă interdependență, în așa fel, încît lipsa unuia produce o schimbare în întregul sistem endocrin. Din punct de vedere fiziologic, ei alcătuiesc adevărate sisteme de reglare sau cupluri antagoniste de acțiuni hormonale, cum ar fi insulină-adrenalină, insulină-glucagon, adrenalină-acetilcolină etc.

Dintre sistemele funcționale complexe putem aminti pe cele neurosecretoare-glandulare hipotalamo-adenohipofizar, hipotalamo-neurohipofizar și hipotalamo-adenohipofizar-corticosuprarenal, ultimul fiind sistemul endocrin al stărilor de alarmă sau al stress-ului.

Criteriul de interspecificitate. Multă vreme s-a afirmat și s-a subliniat faptul că specificitatea acțiunii hormonilor este fiziologică și nu zoologică, adică nu este dependentă de specie. Lucrul acesta poate să fie valabil în condițiile unei identități a organelor hormonogene și a unei similitudini de constituție și reactivitate a efecturilor, ceea ce nu se realizează în toate cazurile. Astfel putem aminti faptul că

hormonul de creștere (STH) al boului este inactiv la om, unde acționează numai hormonul uman. Hormonii nevertebratelor nu sînt prezenți la vertebrate, la care nici nu au acțiune; același lucru și pentru hormonii vertebratelor la nevertebrate.

Modul de acțiune al hormonilor. Locul și mai ales mecanismul de acțiune al hormonilor rămîne o problemă mult și larg dezbătută, care continuă să ridice numeroase semne de întrebare.

Dintre numeroasele ipoteze formulate pe această temă subliniem următoarele trei: a) *Ipoteza hormoni-enzime* susținută de Green (1941): hormonii pătrunși în celule pot acționa, inhibitori sau activatori, direct asupra unor enzime și de aici efectul lor; acțiunea ar putea consta în mărirea cantității de substrat disponibil, în aportul unui cofactor etc. b) *Ipoteza hormoni-gene* susținută de Karlson (1963), mai ales pe baza studiilor care au avut drept obiect hormonii nevertebratelor de tipul ecdisonilor; hormonii ar activa sinteza de ARN și de proteine prin acțiunea directă sau indirectă asupra ADN; și această ipoteză presupune că hormonii pătrund în mediul intracelular și aici

și realizează acțiunea lor. c) *Ipo-teza celui de al doilea mesager*, formulată și susținută de Suther-land (1965).

Această ultimă ipoteză poate fi prezentată în mod schematic ca mai jos. Hormonul, *primul mesager* (de exemplu, TSH), recunoscut de către un *receptor specific* dispus în membrana unei anumite categorii de celule (celulele veziculelor tiroidiene), activează producția de *prostaglandine* membranare care, la rândul lor, induc activitatea unei *adenilciclaze*; aceasta, în prezența de Mg^{2+} , hidrolizează ATP-ul citoplasmatic cu formarea de 3', 5'—AMP (AMP ciclic), considerat ca *al doilea mesager* (fig. 23). Reacția de recunoaștere a primului mesager (a hormonului) este specifică; cea de hidroliză a ATP-ului și formarea de 3', 5'—AMP este nespecifică — acesta din urmă este același pentru oricare hormon. AMP ciclic poate acționa ca și corepresor asupra sistemului genetic de sinteză a proteinelor enzime sau a unor hormoni etc., după activitatea metabolică specifică a celulelor implicate (în exemplul nostru, celulele tiroidiene pot asigura sinteza hormonilor tiroidieni). Prin acest mecanism, me-

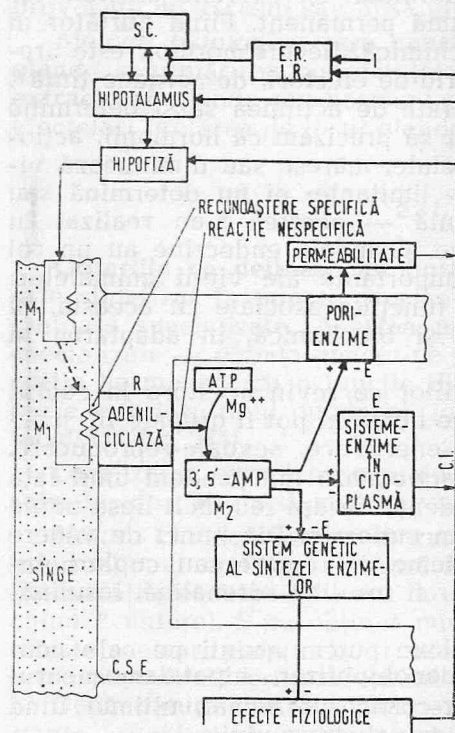


Fig. 23. Mecanismul de acțiune celulară a hormonilor — ipoteza celui de al doilea mesager:

M1 — primul mesager hormonal; *M2* — al doilea mesager; *R* — receptor specific în membrana periplasmatică; *E* — efectori celulari specifici; *C.I.* — conexiune inversă; *E.R.* — și *I.R.* — extra- și interoreceptori; *C.S.E.* — celula secretatoare endocrină; *S.C.* — scoarța cerebrală.

sajul purtat de hormoni este decodificat și transferat efectorilor metabolici celulari specifici (E_1 , E_2 , E_3 ...) prin intermediul AMP ciclic nespecific, datorită existenței receptorilor specifici (R_1 , R_2 , R_3 ...) din membranele celulare.

2.2.2. FUNCȚIA ENDOCRINĂ LA NEVERTEBRATE

Primelor elemente net diferențiate ale unui sistem endocrin se întâlnesc la viermii anelizi, solidare cu sistemul nervos, în marea lor majoritate: sînt neuroni care, pe lîngă funcția nervoasă, prezintă și pe aceea secretore de substanțe hormonale, deci o funcție neurosecretoare. Astfel de structuri secretore mai sînt anexate și tubului digestiv. Studii relativ recente făcute asupra viermilor policheți au stabilit că metamorfoza sexuală a acestora se află sub influența factorilor hormonal.

La crustacei și insecte, sistemul endocrin atinge dezvoltarea maximă pentru nevertebrate, cuprinzînd un aparat neurosecretor și un aparat glandular bine individualizat, care funcționează însă în strînsă interdependență.

Inițiate în 1934 de către Wigglesworth, studiile de endocrinologie a insectelor capătă un avînt ce depășește și pe acela al endocrinologiei mamiferelor odată cu punerea bazelor chirurgiei grefelor la aceste nevertebrate de către Bounhiol (1936), și aceasta pentru că insectele prezintă două avantaje enorme: au un sistem circulator lacunar, deschis și nu prezintă fenomenul de respingere, ceea ce a făcut posibile cele mai spectaculoase grefe.

Pe lîngă importanța teoretică fundamentală pentru cunoașterea biologiei insectelor, rezultatele obținute permit utilizarea pe o scară din ce în ce mai largă a hormonilor sau a analogilor lor de sinteză în combaterea numeroaselor specii dăunătoare.

Aparatul endocrin al nevertebratelor. Aparatul neurosecretor este reprezentat la crustacei de către așa-numitul organ X (fig. 24), alcătuit din neuroni cu funcție secretore dispuși mai ales în protocerebrumul creierului acestora; neurosecreția lor, hormonul cerebral (Brain Hormone — B.H.), trece de-a lungul axonilor pînă în glanda sinusală din pedunculii oculari,

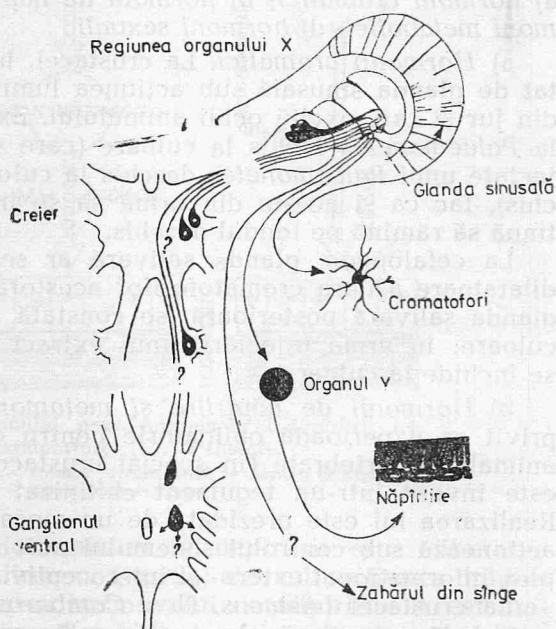


Fig. 24. Schema mecanismului năpiririi la crustacei.

de unde apoi se răspîndește în mediul interior cu care ajunge fie la efectori (cum sînt cromatoforii), fie la aparatul glandular endocrin al animalului (fig. 24).

La insecte aparatul neurosecretor este reprezentat de către *neuronii ab* și *c* din „pars intercerebralis”; neurosecreția acestora este transferată prin axoni, sub forma *hormonului cerebral* în *glanda corpul cardiac* și de aici, prin mediul interior, la aparatul glandular endocrin sau la efectori (fig. 25).

Aparatul secretor glandular este reprezentat la crustacei de către *organul Y* ce controlează năpîrlirea și creșterea, de *glandele androgene* care țin sub dependența lor caracterele sexuale secundare masculine etc.

La insecte este prezentă o *glandă protoracică* producătoare de ecdison cu rol în năpîrlire și *corpora allata* ce secretă hormonul juvenil, regulator al metamorfozei (fig. 25). Am mai putea aminti aici *corpui subpedunculari* și *epistelari* ai cefalopodelor, *glanda foliculară* a pulmonatelor etc.

Prin poziția și conexiunile lor cu ganglionii cerebroizi pe de o parte și cu trunchiul arterial pe de alta, *glanda sinusală* și *corpul cardiac* — organe neurohemale — interconectează aparatul neurosecretor cu cel glandular. Pe această bază, aparatul endocrin glandular funcționează în strînsă dependență de cel neurosecretor cu care formează un sistem integrator unitar, a cărui activitate interferează și este coordonată de sistemul nervos.

Hormonii nevertebratelor. După funcțiile fiziologice pe care le reglează, hormonii nevertebratelor pot fi împărțiți în următoarele grupe: a) *hormoni cromatici*; b) *hormoni de năpîrlire și metamorfoză*; c) *hormoni metabolici*; d) *hormoni sexuali*.

a) *Hormonii cromatici.* La crustacei, hormonul cromatic este secretat de *glanda sinusală* sub acțiunea luminii reflectate de pe obiectele din jur și care excită ochii animalului. Extractele de pedunculi oculari la *Palaemonetes* închis la culoare (care stă pe un fond întunecat) injectate unui *Palaemonetes* deschis la culoare (care stă pe un fond deschis), fac ca și acesta din urmă să se întunece la culoare, deși continuă să rămînă pe fondul deschis.

La cefalopode, *glanda salivară* ar secreta un hormon cu acțiune dilatatoare asupra cromatoforilor acestora: dacă la *Octopus* se extirpă *glanda salivară posterioară*, se constată cum animalul se deschide la culoare; în urma injectării unui extract din această *glandă*, animalul se închide la culoare.

b) *Hormonii de năpîrlire și metamorfoză.* Actul năpîrlirii trebuie privit ca o perioadă obligatorie pentru creșterea și dezvoltarea unor animale nevertebrate (în special crustacei și insecte) al căror corp este învelit într-un tegument chitinizat sau mineralizat, inextensibil. Realizarea lui este prezidată de un mecanism regulator complex, care acționează sub controlul sistemului nervos central, pe baza unui complex informațional extero- și interoceptiv.

La crustacei (*Astacus*, *Uca*, *Cambarus* etc.) năpîrlirea este accelerată dacă se extirpă *glanda sinusală*; grefarea unei glande suplimentare în regiunea abdominală face să întîrzie năpîrlirea. Din punct de

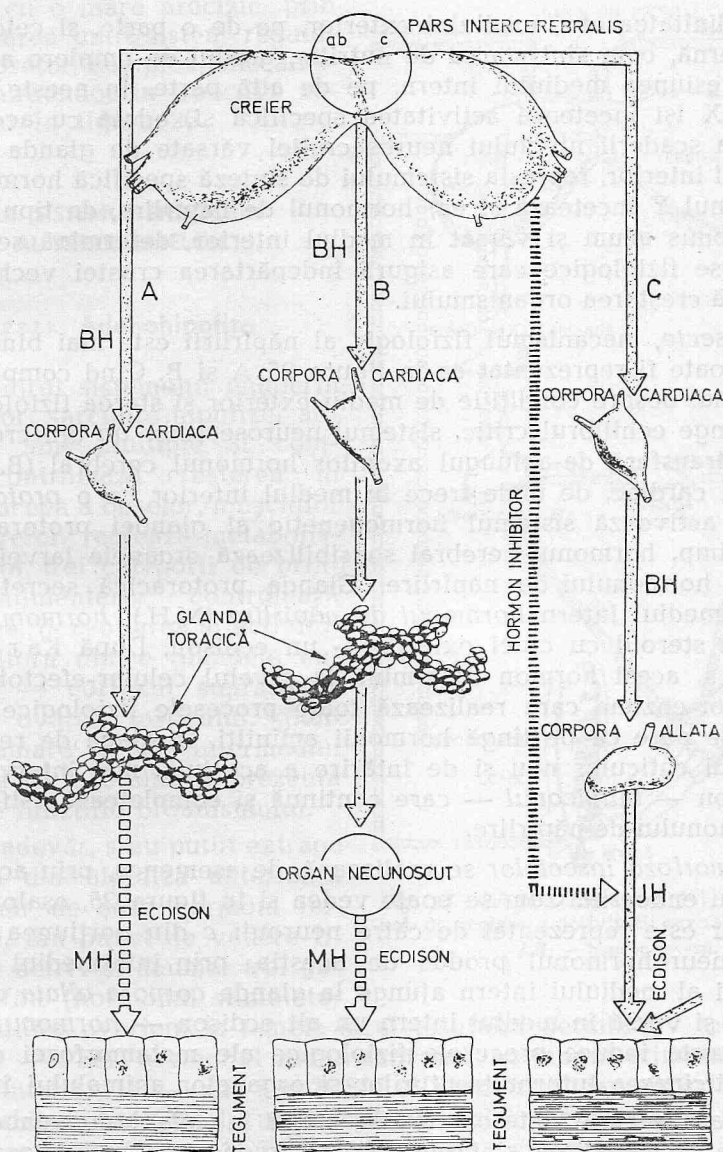


Fig. 25. Schema mecanismului neuro-hormonal al năpîrlirii (A și B) și al metamorfozei (C), la insecte:

B.H. — hormon cerebral; J.H. — hormon juvenil; M.H. — hormon de năpîrlire;
ab și c — celule neurosecretoare

vedere fiziologic, momentul determinant al năpîrlirii este eliberarea organului Y (glanda de năpîrlire; v. fig. 24) de sub acțiunea inhibitoare a organului X și elaborarea hormonului de năpîrlire. Acest moment este determinat de un anumit echilibru critic, care trebuie să se realizeze între informațiile despre luminozitatea, temperatura, umidi-

tatea, salinitatea etc., mediului exterior, pe de o parte, și cele de origine internă, cum sînt starea de nutriție, gradul de umplere al intestinului, presiunea mediului intern, pe de altă parte. În aceste condiții, organul X își încetează activitatea specifică și, odată cu aceasta, ca urmare a scăderii nivelului neurosecreției vărsate de glanda sinusală în mediul interior, represia sistemului de sinteză specifică hormonogenă din organul Y încetează și ea; hormonul de năpîrlire, de tipul ecdisonilor, produs acum și vărsat în mediul interior, determină secvențele de procese fiziologice care asigură îndepărtarea crustei vechi, rigide și asigură creșterea organismului.

La insecte, mecanismul fiziologic al năpîrlirii este mai bine cunoscut; el poate fi reprezentat ca în figura 25 A și B. Cînd complexul informațional despre condițiile de mediu exterior și starea fiziologică internă atinge echilibrul critic, sistemul neurosecretor *ab* din creier produce și transferă de-a lungul axonilor hormonul cerebral (B.H.) pînă la corpul cardiac, de unde trece în mediul interior ca o *protoracotropină* ce activează sistemul hormogenetic al glandei protoracice; în același timp, hormonul cerebral sensibilizează organele larvei față de acțiunea hormonului de năpîrlire. Glanda protoracică secretă și elimină în mediul intern *hormonul de năpîrlire* (M.H.), *hormonul protoracal*, un steroid cu cinci oxidrili — un ecdison. După Karlson și Sekeris, acest hormon determină la nivelul celular-efector sinteza proteinelor-enzime care realizează toate procesele fiziologice ale năpîrlirii. Se pare că pe lîngă hormonii amintiți, în etapa de refacere a învelișului cuticular nou și de întărire a acestuia, mai intervine încă un hormon — *bursiconul* — care continuă și completează astfel acțiunea hormonului de năpîrlire.

Metamorfoza insectelor se realizează, de asemenea, prin activitatea sistemului endocrin. Cum se poate vedea și în figura 25, eșalonul neurosecretor este reprezentat de către neuronii *c* din porțiunea intercerebrală; neurohormonul produs de aceștia, prin intermediul corpului cardiac și al mediului intern ajunge la glanda *corpora allata* care sintetizează și varsă în mediul intern un alt ecdison — *hormonul juvenil* (H.J.); acesta induce procesele fiziologice ale metamorfozei care implică participarea tuturor țesuturilor și organelor animalului în cauză.

Atît la insectele heterometabole cît și la cele holometabole, metamorfoza și năpîrlirea sînt puternic interconectate prin mecanismele fiziologice care le prezidează. Cînd năpîrlirea are loc în prezența unei cantități ridicate de H.J., ea este de tip larvar; animalul își păstrează caracterile juvenile; dacă, dimpotrivă, năpîrlirea se face în prezența unei cantități mici de H.J., ea însoțește metamorfoza, animalul trecînd la forma de adult. Cunoașterea acestor interrelații hormonale are importanță uriașă atît pentru practica creșterii unor larve utile (viermele de mătase), cît și pentru combaterea insectelor dăunătoare.

Activitatea genitală a insectelor este un ansamblu de procese foarte complexe și care, ca și diapauza, este sincronizată după ciclurile se-

zoniere cu o mare precizie, prin funcționarea unui sistem regulator-integrator complex, mecanismul neuroendocrin specific reprezentat în figura 26.

2.2.3. SISTEMUL ENDOCRIN AL VERTEBRATELOR

2.2.3.1. Adenohipofiza

În cadrul sistemului endocrin integrator, sarcinile hipofizei anterioare sînt multiple și complexe: controlează creșterea, în special aceea a oaselor, mușchilor și viscerelor; reglează metabolismul celor trei categorii de principii alimentare; controlează creșterea, dezvoltarea și activitatea multora dintre glandele endocrine — cortexul suprarenal, tiroida, ovarul, testiculul, glandele mamare și prin intermediul acestora își face simțită prezența în toate funcțiile organismului.

Într-adevăr, s-au putut extrage și izola din hipofiza anterioară un număr de șase hormoni importanți, din punct de vedere fiziologic activi și anume: *trei gonadotrofine* (hormonul stimulator al foliculilor ovarieni la femele și al țesutului germinativ testicular la masculi — FSH, hormonul luteinizant sau hormonul stimulator al celulelor interstițiale — LH sau ICSH și hormonul mamotrop, lactogenic — prolactina sau LTH la unele specii); *doi hormoni trofici* (hormonul adrenocorticotrofic — ACTH și hormonul stimulator al tiroidei — TSH); *o somatotrofină* sau hormonul de creștere — STH (sau GH; fig. 27).

Efectele hipofizectomiei, care s-a practicat la animale și chiar la om, sînt datorate în parte diminuării activității celorlalte glande endocrine și în parte dispariției efectelor directe ale hipofizei asupra a numeroase organe și țesuturi.

La animalul tînr creșterea se oprește aproape totalmente, ca urmare atît a insuficienței STH cît și a insuficienței în hormoni tiroidieni.

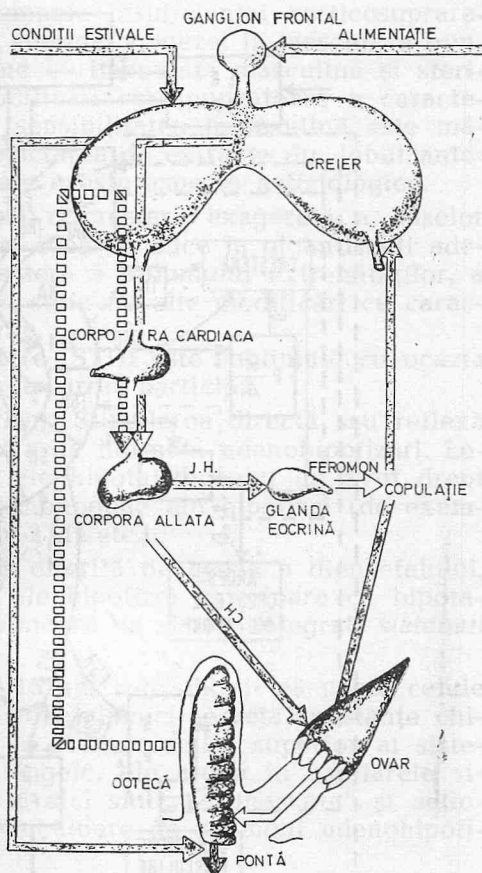


Fig. 26. Schema mecanismului neuro-hormonal de reglare a activității sexuale la insecte:
J.H. — hormon juvenil.

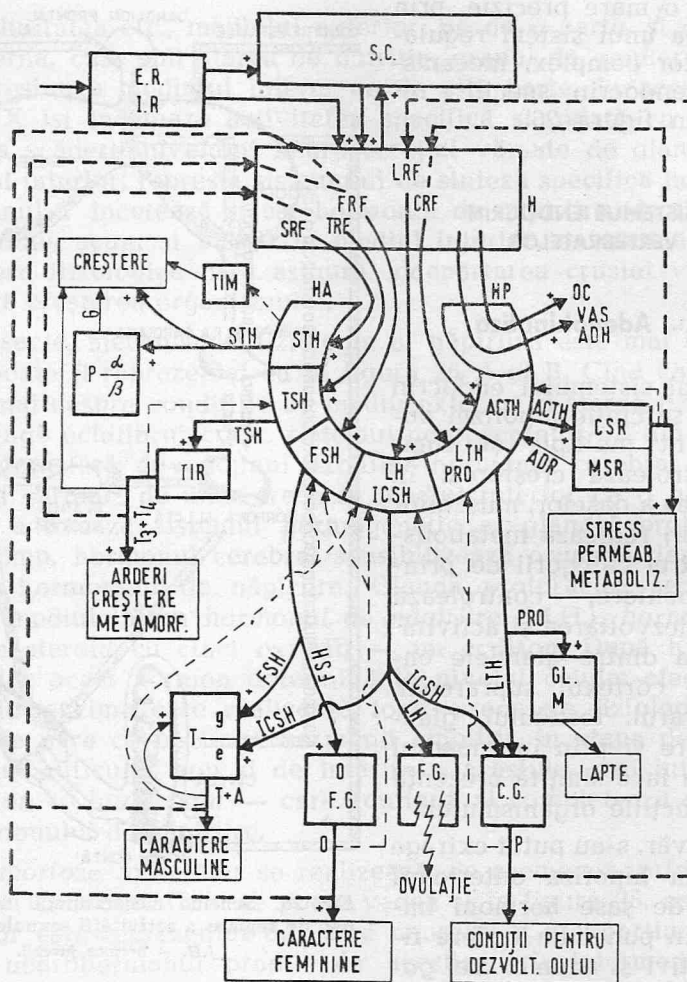


Fig. 27. Schema ce arată poziția adenohipofizei (H.A.) și neurohipofizei (H.P.) în cadrul sistemului endocrin glandular, precum și corelațiile acestuia cu hipotalamusul (H) și centrii nervoși superiori (S.C.), ori cu extero-receptorii (E.R.) și intero-receptorii (I.R.). OC - ocitocină; VAS - vasopresină; ADH - hormon antidiuretic; GIM - glanda mamară; C.G. - corpul galben; F.G. - folicul Graaf matur; O.F.G. - ovar cu folicul Graaf în curs de dezvoltare; O - oestrogeni; P - progesteronă; PRO - prolactină; T - testicul germinativ (g) și endocrin (e); T+A - testosteron și androsteron; TIR - tiroidă; T₃ + T₄ - hormoni tiroidieni; G - glucagon; liniile pline marchează acțiunile „factorilor eliberatori” pentru hipotalamus, ale hormonilor hipofizari, ca și ale hormonilor glandulari. Liniile întrerupte groase marchează conexiunile inverse hipotalamice; liniile întrerupte subțiri, conexiunile inverse adenohipofizare.

Oprirea creșterii este însoțită, la animalele operate înaintea pubertății, de oprirea dezvoltării organelor genitale, lipsa apariției caracterelor sexuale secundare.

La adult se produce o atrofiere a glandei tiroide cu toate modificările ce însoțesc hipofuncția acestei glande: cortexul suprarenal se

atrofiază și sînt prezente toate semnele insuficienței corticosuprarenale; atrofia gonadelor cu abolirea spermatogenezei la masculi, a ovulației și ciclului menstrual la femeie — impotența masculină și sterilitatea feminină — însoțite de modificări corespunzătoare a caracterelor sexuale secundare. La adult sensibilitatea la insulină este mărită. Grefele de lob anterior sau injectarea de extracte din lobul anterior al hipofizei face să dispară toate aceste aspecte nefiziologice.

Hiperfuncția, la tineri determină o creștere exagerată a oaselor membrelor și o alungire a acestora, ceea ce duce la gigantismul adenohipofizar. *La adult* are loc o creștere a volumului extremităților, a maxilarului superior și inferior și o serie de alte modificări ce caracterizează starea denumită *acromegalie*.

Activitatea hormonului de creștere (STH) este subliniată cu ocazia discutării diferitelor funcții la reglarea cărora participă.

Sistemul hipotalamo-adenohipofizar. Stimularea directă sau reflexă a hipotalamusului antrenează secreția de hormoni adenohipofizari. Leziuni electrolitice strict delimitate ale hipotalamusului au avut drept urmare blocarea unor activități hormonogene ale hipofizei (de exemplu, încetarea secreției de ACTH sau TSH etc.).

Deși are o origine embriologică diferită de aceea a diencefalului, legăturile vasculare și funcționale ale hipofizei anterioare cu hipotalamusul sînt atît de strînse încît formează un sistem integrat: *sistemul hipotalamo-adenohipofizar*.

Pe baza cercetărilor din ultimii 15 ani, s-a stabilit că unele celule neurosecretoare din diversii nucleii hipotalamici secretă substanțe chimice, mesageri pe care îi elimină în plexul capilar superior al sistemului vascular port-hipofizar; cu sîngele, ele ajung în capilarele sinusoidale ale hipofizei glandulare și aici sînt „recunoscute” și acționează asupra diferitelor celule producătoare de hormoni adenohipofizari (v. fig. 29).

Substanțele elaborate de hipotalamus au fost denumite „*factori eliberatori*” („*releasing factor*”—R.F.). Astfel un C.R.F. (corticotrofin releasing factor) ar stimula producerea de ACTH; un T.R.F. (tireotrofin releasing factor) ar stimula pe aceea de T.S.H.; un F.R.F. (foliculotrofin releasing factor) ar stimula pe aceea de F.S.H.; un L.R.F. (luteotrofin releasing factor) pentru secretarea de L.H. sau I.C.S.H. (v. fig. 27).

Baza structurală a transferului acestor „*factori eliberatori*” de la locul producerii lor în hipotalamus la celulele hormonogene ale adenohipofizei este asigurată de fibrele axonice ale neuronilor secretori și de sistemul vascular port hipotalamo-hipofizar (fig. 29). Hipofiza anterioară are o dublă vascularizație: una furnizată de către arterele sistemice care asigură nutriția ei; cealaltă o vascularizație de tip portal ce provine din hipotalamus și care a fost descrisă pentru prima dată de către Gr. Popa. Arterele ce vascularizează eminența mediană se divid local în capilare care sînt drenate de către vene ce traversează tija pituitară în lobul anterior, unde se divid din nou într-o rețea de capilare.

S-a dovedit că, în acest sistem, fluxul sanguin trece din hipotalamus în adenohipofiză. Sistemul neurosecretor hipotalamic apare deci

ca mecanismul ce leagă hipofiza și întregul sistem endocrin cu sistemul nervos central.

Nivelul hormonilor produși de glandele a căror activitate se află sub control hipofizar (tiroidă, corticosuprarenale, ovar, testicule), joacă de asemenea un rol important în reglarea activității adenohipofizei, mai ales în sensul inhibării acesteia, în opoziție cu acțiunea stimulatorie exercitată de factorii eliberatori hipotalamici (v. fig. 27).

Reglare. Activitatea secretoare a hipofizei anterioare este foarte precis dozată și selectivă datorită mecanismelor cu retroacțiune negativă prin mijlocirea cărora organele efectoare (organele țintă) manifestă efecte inhibitoare asupra complexului cerebro-hipofizar, fie la nivelul sistemului nervos central, fie direct la nivelul adenohipofizei, fie la ambele niveluri (v. fig. 27).

2.2.3.2. Neurohipofiza

Neurohipofiza mai este încă trecută în rîndul glandelor endocrine, deși în structura ei citologică nu sînt prezente celule glandulare secretoare de hormoni. Dimpotrivă, ea conține multe fibre nervoase fără mielină, nevroglii (pituicite) și vase sanguine.

Fibrele nervoase care se termină la peretele vaselor sanguine provin din nucleii supraoptici și paraventriculari ai hipotalamusului, acolo unde se află soma neuronilor corespunzători; ele formează tractul supraoptico-hipofizar cuprins în tija pituitară.

Pe baza studiilor citochimice și a unor experiențe de secționare a tractului supraoptico-hipofizar (fig. 28) s-a stabilit că neurohormonii eliminați în sânge de lobul posterior al hipofizei sînt elaborați, ca o neurosecreție a nucleilor hipotalamici amintiți, și de aici migrează (cu o viteză ce poate să atingă 3 mm/zi), de-a lungul fibrelor nervoase în neurohipofiză unde se acumulează sub forma unor vezicule în apropierea peretelui capilar.

Trebuie să se vorbească deci despre un sistem structural și funcțional: hipotalamo-neurohipofizar, alături de cel hipotalamo-adenohipofizar (fig. 29).

Hormonii secretați sînt octopeptidele *vasopresina* (VAS sau ADH) și *ocitocina* (sau OC).

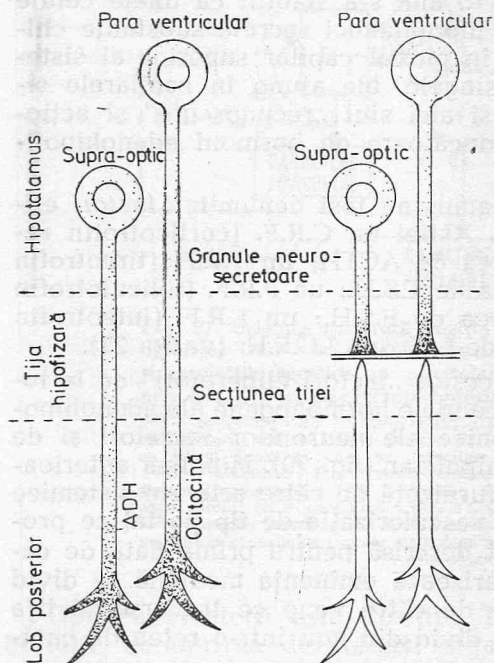


Fig. 28. Migrarea granulelor de neurosecreție către baza tractului hipotalamo-hipofizar și efectul secționării tijei pituitare.

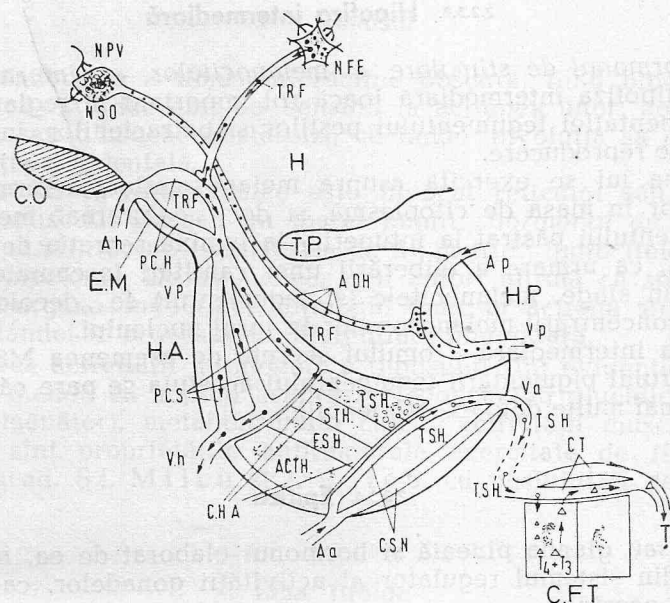


Fig. 29. Conexiunile hipotalamo-hipofizare.

C.H.A. — diferite categorii de celule hormonogene ale adenohipofizei; C.F.T. — celule foliculare tiroidiene; N.F.E. — neuroni producători de „factori eliberatori”; N.R.V. și N.S.O. — neuroni secretori din nucleii supraoptici sau paraventriculari; C.O. — chiasma nervilor optici; H — hipotalamus; H.A. — hipofiza anterioară; H.P. — hipofiza posterioară; P.C.H. — plexul capilar hipotalamic al sistemului portal; P.C.S. — plexul capilar adenohipofizar al sistemului portal; A.h. și A.a. — arteră hipotalamică și adenohipofizară; C.S.N. — capilare sistemice nutriționale ale adenohipofizei; A.p./V.p. — vascularizația posthipofizară; V.P. — vena sistemului portal ce traversează tija pituitară; V.h. — venă ce drenează singele adenohipofizei spre circulația generală; T.P. — tija pituitară; T.R.F. — tirootropin releasing factor; T.S.H. — hormonul tirootrop; T_3 și T_4 — hormoni tiroiziene; ADH — hormonul antidiuretic; C.T. — capilare tiroidiene; T — țesuturi — efectori.

Vasopresina în doze însemnate are efecte presoare, vasoconstrictoare, la animale și la om; în doză fiziologică are efecte net antidiuretice și pe această bază mulți fiziologi adoptă denumirea de *hormon antidiuretic* (ADH).

Prin intermediul acestui mesager chimic, sistemul hipotalamo-neurohipofizar reglează reabsorbția apei la nivelul nefronului, integrându-se astfel în mecanismul mai general al reglării echilibrului hidric și mineral al organismului; semnalele informaționale ce modelează producția hormonului își au originea în schimbarea concentrației osmotice sau a volumului mediului extracelular; acestea sînt recepționate, codificate și transmise sistemului regulator de către osmo- și voloreceptori, ca și de presoreceptori.

Ocitocina, la mamifere, asigură evoluția normală a proceselor mecanice ale lactației, favorizînd expulzarea laptelui și stimulînd producția adenohipofizară de factori galactopoetici (prolactina); de asemenea, stimulează contracția musculaturii netede a uterului, jucînd astfel rol în expulzarea fătului.

2.2.3.3. Hipofiza intermediară

Prin *hormonul de stimulare a melanocitelor* — *intermedina* sau *MSH* —, hipofiza intermediară joacă rol important în reglarea și controlul pigmentației tegumentului peștilor și batracienilor, în special în perioada de reproducere.

Acțiunea lui se exercită asupra melanosomilor, determinând dispersarea lor în masa de citoplasmă, și deci „colorarea” melanocitelor și a tegumentului păstrat la întuneric; la lumină secreția de MSH este inhibată și, ca urmare a eliberării unei cantități însemnate de noradrenalină în sânge, melanocitele (și tegumentul) se „decolorează”, ca urmare a concentrării melanosomilor în jurul nucleului.

Hipofiza intermediară a omului secretă de asemenea MSH a cărui rol în controlul pigmentării tegumentului acestuia se pare că este atestat de tot mai multe date experimentale.

2.2.3.4. Epifiza

Epifiza sau glanda pineală și hormonul elaborat de ea, *melatonina*, fac parte din sistemul regulator al activității gonadelor, ca un factor inhibitor al acestora.

Pinealectomia la șobolani este urmată de o hipertrofie ovariană și o stimulare a oestrului.

Extracțele epifizare inhibă creșterea ovariană antrenată de către lumină. Aceasta sugerează că efectele luminii asupra gonadelor ar putea avea epifiza ca și cale intermediară.

Tratarea șobolanilor cu melatonină a antrenat o inhibare a creșterii ovariene; doze mici de melatonină sînt capabile să împiedice oestrul declanșat de către lumină.

O atrofie a gonadelor a fost descrisă la hamsterii masculi expuși la lumină și în aceste condiții pinealectomia împiedică atrofia.

Se evidențiază deci o serie de relații între timpul de iluminare și starea gonadelor, pe de o parte și între acestea și epifiză, pe de altă parte.

Efectele luminii asupra epifizei reclamă o cale intactă de la retină la epifiză.

Formarea melatoninei este stimulată la întuneric și inhibată la lumină, astfel că epifiza apare ca un fotometru care modulează activitatea gonadică, cel puțin la anumite specii.

În ceea ce privește mecanismul acțiunii gonado-inhibitoare a hormonului melatonină, se pare că el împiedică eliberarea gonadotrofinelor, diminuînd viteza de descărcare a factorilor eliberatori specifici hipotalamici.

Legăturile nervoase și vasculare dintre epifiză și segmentele nervoase corespunzătoare, asigură baza structurală corespunzătoare acestei acțiuni.

La om, la vîrsta de 7—8 ani, epifiza suferă un proces de involuție care corespunde cu momentul începerii dezvoltării și maturării aparatului genital.

2.2.3.5. Timusul

Funcția endocrină a timusului rămâne obscură, fiind bine precizat doar faptul că este deosebit de sensibil la acțiunea unor hormoni, ca acei sexuali sau glucocorticosteroizi, ce induc involuția sa de vîrstă, ca și involuția accidentală.

Ca suport al secreției timice este invocat reticulul său epitelial, eventual corpusculii Hassal, un incret numit „*hormonul de stimulare limfocitară*” (LSH), avînd capacitatea de a „instrui” limfocitele în cele imuno-competente. De asemenea, unii autori afirmă că spre deosebire de alte organe endocrine, hormonul timic ar acționa strict numai la nivelul glandei în procesul de diferențiere limfocitară.

În favoarea activității hormonale a timusului sînt evidențierea unor extracte de glandă cu acțiuni asupra metabolismului glucidic (factorul insulino-asemănător), metabolismului calcic, activității musculare etc. Interesante sînt proprietățile antitumorale exercitate de *timosterina* izolată de acad. Șt. Milcu și I. Potop, cu posibilități de aplicații practice.

2.2.3.6. Tiroida

Funcția glandei tiroide este de a menține un metabolism oxidativ normal în majoritatea țesuturilor organismului și de a asigura o creștere și dezvoltare normală; la batracieni asigură metamorfoza. De asemenea, joacă rol important în reglarea calcemiei.

Cantitatea de informație, privitoare la funcționarea glandei tiroide, la acțiunea hormonilor tiroidieni și la funcția ei în cadrul sistemului endocrin integrator, este foarte mare. La realizarea ei un aport însemnat a adus prof. C. I. Parhon și școala românească de endocrinologie.

Stările de funcționare insuficientă a glandei — *hipotiroidism* — instalate la copii, duc la piticismul tiroidian și la cretinism; la adult, duc la starea numită mixedem.

La acestea se adaugă creșterea tîrzie a dinților, pielea devine uscată, părul își pierde elasticitatea și cade; iepurele slăbește, dar la ciine și la porc se instalează edemul prin infiltrarea unui lichid mucos în țesutul conjunctiv subcutanat.

În sfera genitală, la ambele sexe, se produce o oprire a dezvoltării glandelor genitale care rămîn de tip infantil.

Hiperfuncția glandei, însoțită sau nu și de creșterea în volum — *hipertiroidism* —, determină stările cunoscute sub numele de „*tireotoxicoză*”, „*gușa exoftalmică*” sau „*boala lui Basedow*”, cu un complex de modificări fiziologice, în general opuse celor ce însoțesc stările de hipotiroidism.

La *mamiferele tinere*, *tiroidectomia* determină încetinirea creșterii oaselor lungi prin oprirea proliferării cartilajelor de conjugare; oasele scurte nu sînt modificate.

La păsări efectele sînt analoage celor de la mamifere.

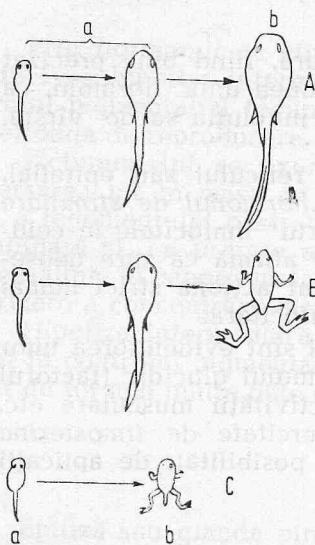


Fig. 30. Acțiunea tiroidei asupra metamorfozei broaștei.

A — după tiroidectomie metamorfoza este suprimată (a) și se obțin mormoloci giganți (b); B — dezvoltare normală; C — ingestia de tiroidă duce la metamorfoza precoce (a—b).

La batracieni, dacă extirparea se face în stadii precoce, metamorfoza este suspendată (fig. 30).

În sfera metabolică se instalează o scădere a arderilor ce duce la scăderea metabolismului bazal și a temperaturii corpului, însoțite de tulburări ale funcției circulatoare și respiratoare.

La animalele adulte se produc modificări pregnante în sfera genitală: la masculi activitatea sexuală încetează, iar la femele ciclurile oestrale devin neregulate și se produce avort. De asemenea, metabolismul este puternic afectat: scăderea metabolismului bazal și a temperaturii corpului; metabolismul proteinic încetinit, ca și cel glucidic și lipidic; respirația încetinită; presiunea sîngelui scăzută; diminuarea numărului eritrocitelor și leucocitelor; scăderea rezistenței la frig, ca și eficacitatea luptei împotriva răcirii corpului (la homeoterme).

Hormonii tiroidieni. Mesagerii specifici elaborați de glandă și vărsați în lichidele circulante — sînge și limfă — sînt *hormonii tiroidieni*: a) tiroxina (T_4) și triiodotironina (T_3), sintetizați de către celulele foliculilor tiroidieni; b) calcitonina (sau tirocalcitonina), sintetizată de către celulele parafoliculare (celulele C).

Sinteza hormonilor tiroidieni T_4 și T_3 este un proces molecular complex în realizarea căruia se pot delimita trei etape: a) sinteza unei tireoglobuline în celulele foliculare și transferul ei în lumenul foliculului unde se află sub forma de agregate coloidale; b) transferul iodului din sînge în mediul intracelular împotriva unui gradient chimic, printr-un mecanism activ — *pompa de iod*, ce funcționează pe baza unui sistem ATP-ază- K^+ - Na^+ dependent — și apoi difuziunea iodului în sensul gradientului chimic, din celule în coloidul din lumenul folicular; mecanismul transferului activ este reglat-stimulat de TSH-ul adenohipofizar; c) în ultima etapă fixarea iodului de către tirozina tireoglobulinei, cu formare de MIT (monoiodotirozină), DIT (diiodotirozină), triiodotironină și tiroxină.

Eliberarea hormonilor tiroidieni (T_4 și T_3) din complexele coloidale se face sub acțiunea unei proteaze; ei reintră în celulele foliculare și de aici în sîngele circulant sau în limfă.

Transportul lor în plasmă se face sub forma unor complexe rezultate din unirea lor cu proteine plasmatică, ceea ce împiedică eliminarea lor prin mecanismul excretor renal.

Acțiunea hormonilor T_4 și T_3 și participarea lor la reglarea multor mecanisme fiziologice este complexă.

Stimulînd metabolismul energetic prin mărirea consumului de oxigen și a producției de căldură — acțiunea lor fundamentală — T_4 și T_3 asigură creșterea și dezvoltarea normală, somatică și psihică;

— stimulează secreția de STH și sensibilizează celulele la acțiunea acestuia, favorizînd astfel creșterea;

— asigură dezvoltarea și activitatea normală a sistemului nervos, atît în ceea ce privește activitatea fiziologică — reflexă, cît și activitatea psihică: în stările de hipotiroidism nu numai creșterea în volum a creierului este întîrziată ci și dezvoltarea mentală a copilului este foarte înapoiată, putînd merge pînă la o idiotie profundă; la adulții hipotiroidieni, apare o pierdere a memoriei, o încetinire mentală, o somnolență și inerție a judecării, a vorbirii ca și a mișcărilor; dimpotrivă, hipertiroidienii manifestă o excitabilitate crescută și iritabilitate, agitație și instabilitate emoțională.

De asemenea, hormonii participă în măsură însemnată la menținerea echilibrului termic normal al organismelor homeoterme, mai ales în stările de luptă împotriva răcirii, fiind mesagerii purtători ai comenzilor de intensificare a termogenezei — a producerii crescute de căldură.

Prezența hormonilor tiroidieni (T_4 și T_3) în sînge, în concentrație normală, asigură și o funcționare normală a gonadelor: cretinismul este însoțit și de o oprire a dezvoltării gonadelor ca și de lipsa caracterelor sexuale secundare. De asemenea, favorizează activitatea glandelor mamare în cursul lactației.

Participarea hormonilor tiroidieni la reglarea diferitelor funcții este arătată în diferitele capitole ale lucrării.

Reglarea secreției de hormoni T_4 și T_3 este realizată de către adenohipofiză prin mijlocirea hormonului tireostimulator (TSH), pe baza unui sistem informațional determinat de nivelul sanguin al hormonilor tiroidieni, de aportul alimentar al iodului sau de evenimente petrecute în mediul ambiant sau în cel interior și care solicită organismul (frigul, efortul fizic). Pe schema din figura 27 se poate urmări mecanismul acestei reglări în care rol important joacă activitatea neurosecretoare hipotalamică prin factorul eliberator specific — TRF.

Calcitonina — tirocalcitonina (TCT) — este hormonul secretat de către celule C, parafoliculare, fuzionate cu tiroida la mamifere, dar independente în regiunea gîtului sau mediastinului la pești, amfibieni, reptile și păsări.

Descris în 1962 de C o p p ca un factor hipocalcemiant prezent în glandele paratiroide, hormonul a fost descris și izolat în 1963 de către H i r s c h și M u n s o n din glanda tiroidă și de aici și denumirea de tirocalcitonină.

Calcitonina este un factor hipocalcemiant și hipofosfatemiant și împreună cu hormonul paratiroidian formează un cuplu regulator al calcemiei și al fosfatemiei (fig. 31).

Receptorul specific al acestui mesager chimic este țesutul osos și în special celulele osteoclaste la nivelul cărora inhibă catabolismul, resorbția osoasă, acțiune potențată de către hormonii tiroidieni.

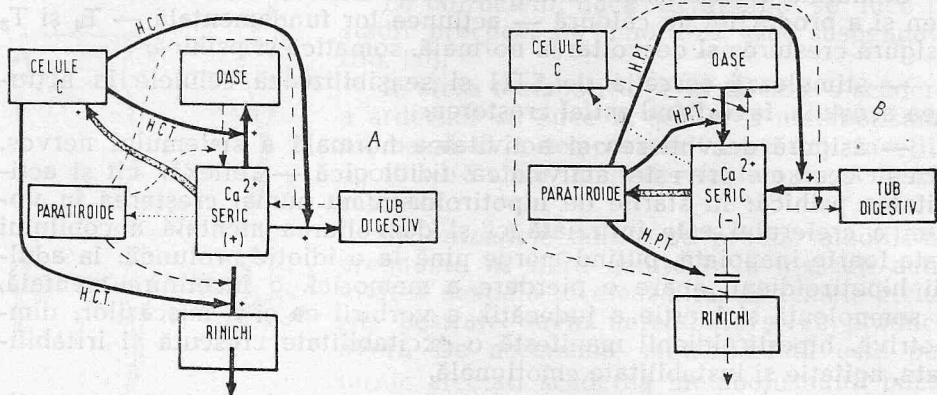


Fig. 31. Reglarea calcemiei :

A — hipercalcemie; B — hipocalcemie; H.C.T. — hormonul calcitonină; H.P.T. — hormonul paratiroidian.

Factorul regulator al secreției de tirocalcitonină este însuși nivelul calcemiei: oscilațiile neînsemnate ale acestuia constituie sursa informațională recepționată de înseși celulele parafoliculare.

2.2.3.7. Paratiroidele

Glandele paratiroide sînt indispensabile vieții, deoarece hormonul secretat de ele — hormonul paratiroidian — *parathormonul* (HPT) fiind unul din factorii principali ai reglării homeostaziei ionului calciu în lichidele corpului, realizează o funcție de integrare de bază, deoarece nivelul calcemiei condiționează funcționarea inimii, excitabilitatea și contractibilitatea musculaturii scheletice, excitabilitatea neuromusculară, iar la nivelul intracelular funcționarea sistemului energetic mitocondrial și permeabilitatea membranelor.

Paratiroidectomia totală determină, la cîine, *tetania experimentală*.

Tulburările caracteristice apar după o perioadă latentă de 24 la 48 ore în care timp animalul încetează să se mai hrănească, prezintă tremurături și o stare depresivă. Apoi, animalul cade pe suport cu tot corpul în extensie forțată, iar mușchii membrelor au contracții scurte, bruște și repetate — este *faza clonică*; după un număr de minute, membrele rămîn în extensie totală, corpul devine rigid, respirația se încetinește pînă la oprire — este *faza tonică* și ea are o durată relativ scurtă. Fazele se repetă, devenind din ce în ce mai violente și, după aproximativ nouă zile, animalul moare.

Întregul tablou al tetaniei arată o creștere exagerată a excitabilității neuromusculare, cu originea în schimbarea compoziției ionice a lichidelor extracelulare și în special scăderea calcemiei de la 100—120 mg per litru la 70 mg per litru și creșterea fosforului de la 35 mg la 50—60 mg per litru.

Secreția HPT este reglată de către variațiile calcemiei: scăderea acesteia intensifică secreția și invers, creșterea inhibă secreția hormo-

nului. Un regim alimentar sărac în calciu determină hipertrofia și hiperplazia glandelor paratiroide; dimpotrivă, un regim bogat în calciu antrenează o atrofie a glandelor.

Secreția parathormonului este influențată de concentrația ionilor magneziu din sânge și de către aceea a fosforului plasmatic.

Acțiunea HPT este hipercalcemiantă și în permanență cuplată cu aceea a tirocalcitoninei hipocalcemiante. Nivelul calcemiei rezultă tocmai din echilibrarea acțiunii antagoniste a celor doi factori (fig. 31).

Hormonul paratiroidian are acțiune directă asupra țesutului osos unde inhibă celulele osteoblaste și deci depunerea calciului în oase, favorizând în același timp resorbția. Această acțiune este favorizată de vitamina D.

Tot acțiune directă are și asupra rinichiului în sensul diminuării excreției calciului, a magneziului și intensifică pe aceea a fosforului, sodiului, bicarbonatului.

La nivelul intestinului prezența HPT este necesară funcționării mecanismului transferului activ de calciu.

În cursul lactației, manifestă o acțiune de micșorare a calciului excretat cu laptele.

Toate aceste acțiuni favorizează păstrarea calciului în lichidele circulante ale corpului.

2.2.3.8. Corticala suprarenală

Componentă a sistemului integrator hipotalamus-adenohipofiză-corticala suprarenală, această glandă este indispensabilă vieții, ea intervenind în răspunsurile de echilibrare ale organismului animalelor și omului supus acțiunii drastice a unui mare număr de factori (frig, efort fizic prelungit, arsuri, agenți patogeni etc.).

Ablația suprarenalelor determină o suită complexă de modificări fiziologice care pot fi grupate în două categorii: a) unele care privesc echilibrul hidromineral al organismului; b) altele din sfera largă a metabolismului organic, a glucidelor și protidelor.

Modificările în sfera echilibrului hidromineral constau în primul rând într-o incapacitate de a reabsorbi sodiul și clorul din urina primară la nivelul tubului urinifer, în așa fel încît să împiedice o pierdere globală a cationului din organismul care are o ingestă alimentară normală. Aceasta, la rîndul ei, este însoțită de o retenție și creștere a concentrației potasiului în lichidul extracelular și o diminuare a lui în cel intracelular, corelată cu o modificare a permeabilității membranelor, o hemodinamică tulburată, hipoxie ca urmare a pierderii continue de sodiu; deshidratarea organismului și hipotensiunea arterială se accentuează, debitul circulator renal se micșorează și ca urmare se acumulează fosfați și azotați neproteici în plasmă. Asociate cu acestea, pot să apară tulburări gastrointestinale (vomă, diaree), care accentuează pierderea de sodiu și apă. Viața animalelor poate fi prelungită doar prin ingerarea unor cantități însemnate de sare și apă.

Unele din aceste fenomene, în special cele gastrointestinale și hemodinamice, au fost semnalate cu prioritate de către profesorul A. r.

Grădinescu, la cîinele suprarenalectomizat și explicate prin fenomenul de *diaplasmie*.

Modificările din sfera metabolismului substanțelor organice sînt, de asemenea, complexe după suprarenalectomie. Astfel ele prezintă o scădere rapidă a glicemiei și a nivelului glicogenului tisular la animalul flămînd. Animalele sînt astenice și prezintă o sensibilitate crescută la acțiunile drastice foarte variate.

Hormonii corticosuprarenali. Fiecare dintre cele trei straturi celulare ale cortexului suprarenal participă în mod specific la sinteza hormonilor steroizi suprarenali. După acțiunea lor fiziologică hormonii se pot grupa în: a) *mineralocorticoizi*; b) *glucocorticoizi*; c) *androgeni*.

Mineralocorticoizii (aldosteronul și dezoxicorticosteronul) asigură menținerea la nivel normal a echilibrului hidromineral prin reglarea reabsorbției sodiului și eliminarea potasiului la nivelul tubului urinar.

Glucocorticoizii (corticosteronul și cortizolul) asigură o metabolizare normală a glucidelor și protidelor. Primul, *corticosteronul* cu o acțiune mai neînsemnată la om, stimulează catabolismul proteinelor și transformarea în glucide și lipide — este un agent hiperglicemiant.

Cortizolul, un derivat al primului, este mai activ decît acesta, atît în reglarea metabolismului glucidic cît și al celui protidic. De asemenea, el mai intervine în distribuția apei și a electroliților în organism, menținerea presiunii arteriale, debitul de filtrare glomerulară și reabsorbția tubulară a apei.

Androgenii corticosuprarenali au o acțiune masculinizantă mult mai slabă decît aceea a testosteronului; hiperproducția lor provoacă o maturitate sexuală precoce; la femeie poate determina o atrofie a ovarelor și o inversiune a caracterelor sexuale secundare.

Reglarea funcției hormonogene a cortexului suprarenal se află sub controlul adenohipofizei prin intermediul ACTH, în afara zonei glomerulare secretoare de aldosteron. Deoarece celulele cortexului suprarenal nu acumulează cantități însemnate de hormoni, așa cum este cazul pentru foliculii tiroidieni sau țesutul insular pancreatic, descărcarea de ACTH în sînge determină mai ales o intensificare a sintezei de hormoni corticosuprarenali, în zonele fasciculată și reticulată (în special glucocorticoizi), fenomen ce se reflectă în scăderea conținutului acestora în colesterol și acid ascorbic. Mecanismul adenohipofizar de secreție de ACTH funcționează pe baza unor mesaje informaționale privitoare la nivelul corticosteroizilor suprarenali ca și a adrenalinii în sînge. Agentul regulator principal este însă factorul eliberator hipotalamic CRF (corticotrofin releasing factor; fig. 27), a cărui producere, la rîndul ei, este determinată de influențele nervoase elaborate în special de substanța reticulată sau de nucleii sistemului limbic. Secreția de aldosteron este reglată de nivelul natremiei.

Legătura dintre corticosuprarenală, hipofiza anterioară și hipotalamus este atît de strînsă, de complexă, mai ales în situațiile cînd organismul este supus acțiunii prelungite a unor factori nocivi, încît se consideră ca un ax funcțional hipotalamus-hipofiză-cortex suprarenal.

2.2.3.9. Medulo-suprarenala

Ca și hipofiza posterioară, medulo-suprarenala poate fi considerată ca o parte funcțională a sistemului nervos. Ea poate fi privită ca un ganglion simpatic specializat, inervat de către un neuron preganglionar clasic; acesta face sinapsă cu celulele cromafine, capabile să descarce direct în sânge hormoni specifici adrenalina și noradrenalina. Astfel un mesaj nervos condus de neuronul preganglionar este tradus în mesaj chimic hormonal care, pe cale sanguină, se răspîndește în tot corpul. Efectele descărcărilor mesagerilor chimici medulo-suprarenali sînt complexe și ele asigură răspunsuri adecvate de adaptare ale organismului la diferitele solicitări.

Hormonii medulo-suprarenali sînt adrenalina și noradrenalina. Secreția lor este continuă, dar nivelul ei este minim în cursul repausului fiziologic; o cantitate însemnată de hormoni încarcă celulele producătoare. Numeroși factori, acționînd direct asupra celulelor secretoare ale glandei prin intermediul sîngelui, sau în mod reflex nervos determină descărcarea și intensifică secreția hormonilor. Așa sînt mesajele dureroase sau cele despre acțiunea frigului, stările emoționale, hemoragiile cu urmările lor secundare: hipotensiunea sau micșorarea volumului lichidelor extracelulare, lipsa de oxigen, hipoglicemia insulinică și o serie de substanțe printre care anestezicii generali, convulsivantii, nicotina, acetilcolina și toate substanțele ce-i potențează acțiunea etc.

Mesajele nervoase secretoare sînt elaborate mai ales în formațiunea reticulată și hipotalamus și sînt transmise glandei prin nervii splanhnici.

Ceea ce trebuie subliniat este faptul că deși numărul agenților capabili să intensifice hormonogeneza medulo-suprarenală este foarte mare, acțiunea lor nu este uniformă pentru ambii hormoni. Astfel hipoglicemia insulinică declanșează o descărcare predominantă de adrenalină, factor puternic hiperglicemiant, în timp ce șocul hemoragic descarcă mai multă noradrenalină (factor puternic vasoconstrictor). Aceasta înseamnă că organismul animal are posibilitatea de diferențiere a mesajelor solicitatoare și de a răspunde elaborînd mesageri efectori adecvați, între care un loc de prim ordin îl ocupă catecolaminele suprarenale.

Efectele fiziologice ale hormonilor medulo-suprarenali sînt atît de variate încît este greu să se indice un sistem fiziologic din organismul animal la reglarea și integrarea căruia să nu participe. Amintim efectele asupra creierului și asupra sistemului nervos central: asupra inimii și circulației; asupra mușchilor netezi din tractul gastrointestinal, uter, bronhii, ochi; asupra mușchilor scheletici; asupra splinei și coagulării sîngelui; asupra mobilizării rezervelor energetice glucidice sau lipidice etc. Despre toate aceste acțiuni se va discuta în cadrul capitolelor următoare.

Un lucru apare clar și anume, faptul că sistemul simpatic medulo-suprarenală asigură, în primul rînd, o mobilizare energetică rapidă a organismului pe baza căreia are loc echilibrarea promptă și eficientă față de acțiunile drastice ale mediului.

Insulele Langerhans ale pancreasului, prin funcția lor hormonogenă, joacă un rol extrem de important în metabolismul glucidelor, în primul rând, dar și în acela al lipidelor și protidelor, în așa fel, încât asigură refacerea și menținerea la un nivel ridicat al potențialului energetic al corpului și, în consecință, a capacității de efort a acestuia.

Extirparea pancreasului la câine determină un complex de modificări în fiziologia și comportamentul acestuia care amintesc pe acelea ce însoțesc diabetul zaharat al omului. Dintre cele mai caracteristice amintim: *hiperglicemia* (de la 1 g/l crește la 3—5 g/l), ceea ce are drept consecință o eliminare însemnată de glucoză prin urină — *glucozurie* și o cantitate mare de urină — *poliurie*; animalul ingeră multă apă — *polihidrie* și alimente — *polifagie*; cu toate acestea el slăbește în continuu și își pierde forța musculară — *astenie*. Aproximativ în decurs de o lună moare, fiind extrem de slăbit și fără urme ale rezervelor de lipide sau ale glicogenului hepatic.

Chiar dacă animalul nu primește glucide în rația alimentară zilnică, el elimină în continuu glucoză prin urină, ceea ce înseamnă că organismul lui utilizează celelalte substanțe organice — protide și lipide — pentru sinteza de glucoză.

Hormonii pancreasului. Există nenumărate date experimentale — începând cu acelea de pionierat ale lui Paulescu pe de o parte, ale lui Best și Banting (1921) pe de altă parte, completate, dezvoltate și perfecționate de numeroasele școli de endocrinologie — care atestă funcția hormonogenă, antidiabetică și glucoregulatorie, a insulelor Langerhans din pancreas.

Se cunosc doi hormoni pancreatici: *insulina*, factor hipoglicemiant, antidiabetic; *glucagonul*, factor hiperglicemiant.

Insulina, hormonul proteic secretat și depus în rezervă proprie sub forma unor granule specifice de către celulele β ale pancreasului endocrin, circulă în sânge sub forma unei combinații cu o β -globulină. În corpul șobolanilor se repartizează în concentrație mai însemnată în ficat, rinichi și mușchi.

Controlul și reglarea eliberării insulinei în sânge este un proces extrem de complex care face să acționeze un mare număr de semnale și de modulații.

În primul rând trebuie inclus aici nivelul glicemiei; creșterea acesteia este urmată de o intensificare a producției de insulină și invers, scăderea provoacă o încetinire a secreției hormonului. Aceste semnale pot acționa direct asupra țesutului hormonogen: glucoza (ca și fructoza, galactoza, riboza și manoză) pătrunde ușor în celulele β , se transformă în glucozo-6-fosfat și furnizează prin intermediul ATP-ului și al AMP ciclic, energia necesară sintezei de insulină.

Semnalele despre variațiile glicemiei pot determina în mod reflex, prin sistemul nervos parasimpatic vagal, modularea producției de insulină. Aceasta ar putea constitui o verigă de integrare a funcției histiotrope realizată de sistemul nervos vegetativ parasimpatic și aceea a insulinei.

Prezența glucozei în intestin este suficientă pentru a constitui un semnal ce stimulează eliberarea insulinei, probabil prin intermediul hormonilor locali secretina sau pancreozimina, ai peretelui duodenal. Semnificația biologică a acestui mecanism este ușor de înțeles.

Există și agenți inhibitori ai eliberării insulinei. Aici trebuie să amintim în primul rând hormonii cu acțiune hiperglicemiantă—adrenalina și noradrenalina. Semnificația acestei acțiuni inhibitoare este clară: menținerea hiperglicemiei (mai ales glicogenolitice) un timp cât mai îndelungat (în situații de efort fiziologic) prin blocarea agentului antagonist hipoglicemiant-insulina.

Acțiunea hipoglicemiantă a *insulinei* se realizează prin participarea ei la reglarea a trei sisteme metabolice de bază care vor fi analizate în capitolele următoare:

- a) *lipogeneza*, în țesutul adipos și ficat;
- b) *glicogeneza*, musculară și hepatică;
- c) *oxidarea glucozei*, în toate celulele sensibile la insulină.

Raporturile insulinei cu ceilalți hormoni sînt semnalate în cadrul tratării mecanismelor ce reglează diferitele funcții.

Glucagonul este hormonul hiperglicemiant sintetizat și eliberat de către celulele α ale pancreasului endocrin.

Acțiunea lui hiperglicemiantă își are originea în două mecanisme: a) *mărește glicogenoliza hepatică*, mai puternic chiar decît adrenalina, și b) *stimulează neoglicogeneza hepatică*, un fenomen de mai lungă durată.

Glucagonul nu are nici o acțiune asupra glicogenului muscular și nici asupra utilizării periferice a glucozei.

De asemenea, induce lipoliza în țesutul adipos și în ficat și favorizează cetogeneza.

2.2.3.11. Glandele genitale endocrine

Pe lîngă producerea gameților corespunzători, glandele sexuale secretă hormoni cu un mare rol în apariția, dezvoltarea și menținerea caracterelor sexuale primare și secundare; de asemenea, acestea au efecte și asupra metabolismului general, ca și în comportamentul animalelor.

Ovarele endocrine. Substratul structural al secreției interne ovariene este reprezentat de către țesutul interstițial ovarian, foliculul Graaf și de către corpul galben, care se formează în foliculul ovarian după expulzarea ovulului. Hormonul secretat este *oestrone* sau *foliculina*, care se întîlnește și în urina femelelor și în placentă. Ea stimulează dezvoltarea organelor genitale feminine, dar poate să stimuleze și pe cele masculine; face să apară caracterele sexuale secundare feminine; asigură proliferarea mucoasei uterine în perioada dinaintea ovulației; stimulează motricitatea pereților uterini.

Dintre *efectele metabolice ale oestronei* amintim: osificarea în perioada de creștere a organismului; șobolanii ovariectomizați și tratați

cu oestrogen fixează mai rapid ^{45}Ca în oase, decât cei ovarectomi-zați și netratați; în condițiile unui tratament cu hormoni la fete se accelerează sutura epifizelor; hiposecreția lor, în perioada creșterii poate duce la oprirea acesteia; diminuează colesterolul seric circulant, fără să se cunoască mecanismul de acțiune; manifestă efecte anabolizante proteice, inferioare însă celor realizate de androgeni.

Corpul galben care se formează în folicul după expulzarea ovulului secretă cel de al doilea hormon feminin: *luteina* sau *progesterona*. Ea împiedică maturarea și expulzarea ovulului; prepară mucoasa uterină în perioada pregravidică sau premenstruală; inhibă motricitatea peretelui uterin; relaxează ligamentele centurii pelviene; stimulează formarea oului, a membranelor fetale și a placentei; asigură dezvoltarea normală a sarcinii și dezvoltarea glandelor mamare. Aceste efecte asupra pereților uterini au loc numai după o sensibilizare a mucoasei uterine sub acțiunea oestronei.

Reglarea funcției endocrine a ovarelor se face de către adenohipofiză prin hormonii gonadotropi (FSH, LH, LTH) și de către epifiză. Sistemul nervos central, pe baza informațiilor senzoriale primite de la receptorii tactili, vizuali, olfactivi, modelează acest sistem regulator prin intermediul hipotalamusului cu factorii lui eliberatori: FRF, LRF (v. fig. 27).

Testiculele endocrine. Secreția internă testiculară este realizată de către țesutul interstițial al acestora. Inervația și irigația extrem de bogată a acestui țesut, ca și numeroase date experimentale pledează pentru funcția lui endocrină. Hormonul masculin este *testosteronul* care a fost izolat încă în 1835 din testicule de taur; mai târziu s-a putut sintetiza artificial în laborator. În 1931 a fost obținut în stare cristalizată, din urina de bărbat, un alt hormon *androsteronul*; acesta este de vreo 20 de ori mai puțin activ decât testosteronul și nu ar reprezenta decât forma de eliminare a hormonului masculin adevărat.

Acești hormoni asigură dezvoltarea și funcționarea glandelor genitale germinative, stimulează apariția, dezvoltarea și menținerea caracterelor sexuale secundare masculine; reglează procesele de morfogeneză; stimulează procesele metabolice anabolizante; stimulează activitatea psihică.

Dintre efectele metabolice generale amintim: distribuția particulară a depozitelor de grăsime subcutanată; o creștere a masei musculare; cauzează o retenție de azot, potasiu, fosfor. Creșterea masei metabolice active a organismului este indicată de o creștere sesizabilă și constantă a metabolismului bazal.

Reglarea funcției endocrine hormonogene a testiculelor este dublă: reglare hormonală, care se face prin intermediul hormonilor gonadotropi hipofizari (FSH, LH, ICSH v. fig. 27)); reglare nervoasă care are ca punct de plecare excitații vizuale, olfactive etc.; acestea sînt conduse la scoarța emisferelor cerebrale, de unde, prin intermediul hipotalamusului, a factorilor eliberatori și apoi a hipofizei, sau direct pe calea nervilor, vin comenzi de creștere a secreției testiculare.

2.3. SISTEMUL NERVOS INTEGRATOR

2.3.1. PROPRIETĂȚI FUNCȚIONALE ALE FIBRELOR NERVOASE ȘI ALE NERVELOR

Legile excitării nervilor. În cursul excitării nervilor cu un curent continuu excitația se produce numai la *închiderea* și *deschiderea* circuitului electric; în tot timpul cât trece curentul prin nerv acesta nu se mai excită, dar în interiorul lui se produc modificări însemnate ale excitabilității și conductibilității.

În momentul închiderii circuitului continuu, sau prin creșterea bruscă a lui, excitația se produce în regiunea catodului și de aici se propagă de-a lungul nervului pînă la organul terminal (fig. 32, A).

În momentul deschiderii circuitului, sau prin micșorarea bruscă a lui, excitația se produce în regiunea anodului și de aici se transmite de-a lungul nervului pînă la mușchi (fig. 32, B).

Pentru aceeași intensitate a curentului excitant, excitația de la închidere este mai puternică decît cea de la deschidere.

Regulile acestea mai sînt cunoscute și sub numele de *legea excitației polare a nervilor*.

Rolul factorului timp în procesul de excitație. Orice excitant (indiferent de natura sa), ca să determine un răspuns trebuie să aibă o anumită forță (o anumită intensitate) și să acționeze un anumit timp. În general, durata acestui timp de acțiune necesar este cu atît mai mică, cu cît intensitatea excitantului este mai mare.

S-a putut stabili chiar o relație matematică între cele două elemente, de tipul: $\frac{i}{t} = K$, care trebuie realizată pentru ca excitația să aibă loc.

Fiziologul Lapicque a determinat curbele de excitabilitate pentru foarte multe țesuturi animale și vegetale și a arătat că ele au aceeași formă hiperbolică: pentru mușchi, pentru nervii vertebratelor, moluștelor sau ai crustaceilor, pentru protoplasma protozoarelor și chiar a algelor; ceea ce diferă sînt doar unitățile în care se face gradarea sistemului de coordonate.

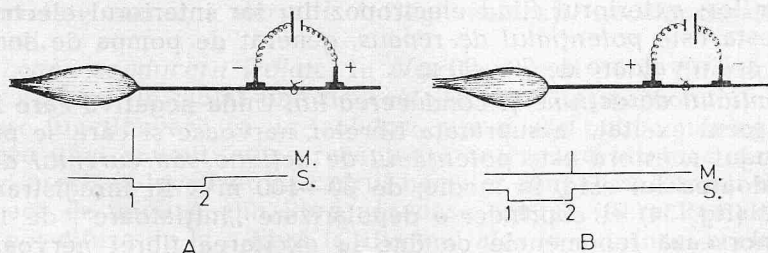


Fig. 32. Modelul experimental pentru verificarea legilor excitării nervilor:

A — catodul înspre mușchi; B — anodul înspre mușchi; S — excitantul;
M — răspunsul muscular;
1 — închiderea circuitului electric; 2 — deschiderea circuitului electric

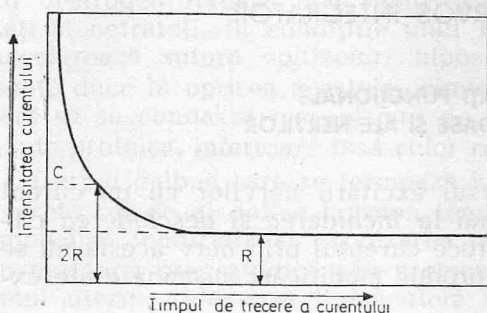


Fig. 33. Reprezentarea raportului dintre intensitatea excitantului și timpul de acțiune necesar:
C — craia; R — reobaza; 2R — dublul reobazei

Există o intensitate minimă a excitantului sub care, oricât am lungi timpul de acțiune, nu se obține o excitație. De asemenea, există un timp minim de acțiune sub care oricât ar crește intensitatea factorului excitant, nu se poate obține o excitație.

Tensiunea minimă a excitantului capabilă să producă excitația, acționând un timp îndelungat, a fost numită *reobază*; timpul necesar corespunzător a fost numit *timp util reobazic* (fig. 33).

Atît reobaza, cît și timpul util reobazic, au valori foarte diferite pentru țesuturi: pentru nervi sînt mai mici decît pentru mușchii striati, iar pentru aceștia, mai mici decît pentru mușchii netezi etc.; pentru țesuturile animale, mai mici, în general, decît pentru cele vegetale.

Timpul util necesar excitantului cu intensitatea egală dublului reobazei ca să producă excitația, a fost numit *cronaxie*.

Valoarea cronaxiei este în raport direct cu viteza reacțiilor țesuturilor și în același timp ea este legată și de starea fiziologică a acestora.

O relație la fel de strînsă este și între valoarea cronaxiei și viteza de propagare a excitației în cuprinsul unui țesut sau organ.

În cuprinsul unităților motoare terminale este o relație determinată între cronaxia nervului și mușchiului; acestea au valori egale sau, în orice caz, cronaxia unuia nu întrece dublul valorii celuilalt. Starea aceasta a fost numită, de către Lapicque, *izocronism*. Cînd raportul cronaxic normal dintre nerv și mușchi se schimbă — cînd apare starea de *heterocronism* —, influxurile nervoase nu mai pot trece de la nerv la mușchi.

Potențialele bioelectrice din nervi. Potențialul de repaus. Ca și alte celule, neuronii mențin un potențial stabil de o parte și de alta a membranelor lor, exteriorul fiind electropozitiv, iar interiorul electronegativ. Acesta este *potențialul de repaus*, generat de pompa de sodiu-potasiu și are o valoare de 70—90 mV.

Potențialul de acțiune și conducerea lui. Unda negativă care ia naștere în locul excitat, la suprafața fibrelor nervoase și care se propagă de-a lungul acestora este *potențialul de acțiune* sau *curentul de acțiune*. Valoarea lui este, în medie, de 80—100 mV. În înregistrare monofazică (fig. 34) el cuprinde: o depolarizare „inițitoare”, de 10 mV, care amorsează fenomenele ce duc la excitarea fibrei nervoase; un potențial de vîrf — sau „spike” —, iar în faza de revenire, postpotențialele negativ și pozitiv.

Conducerea potențialului de acțiune (sau potențialul propagat) este asigurată de două mecanisme biofizice: mecanismul „circuitului local”

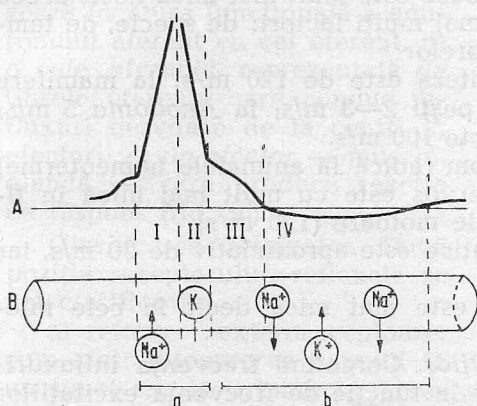


Fig. 34. Potențialul de acțiune în înscriere monofazică (A) și schimburile ionice ale unei fibre nervoase excitate (B):

a — potențialul de vîrf; b — postpotențiale.

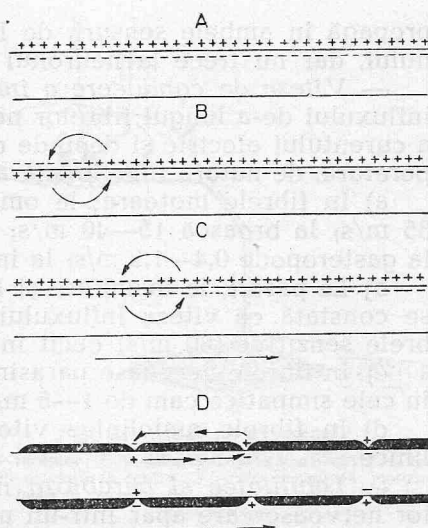


Fig. 35. Mecanismele de propagare a influxului nervos: în fibre amielinice (A, B, C); D — în fibrele mielinizate.

al lui Hermann în fibrele amielinice (fig. 35 A, B, C) și mecanismul conducerii saltatorii în fibrele mielinizate (fig. 35 D). Mecanismul conducerii saltatorii a influxurilor asigură acestora o viteză mult mai mare cu o cheltuială energetică proporțional mai mică, datorită faptului că depolarizarea se produce numai în regiunea nodurilor lui Ranvier, care reprezintă doar 1/1000 din suprafața totală a axonului — numai aici se produc schimburile ionice cu lichidul interstițial, ceea ce înseamnă o reducere considerabilă a travaliului realizat de pompa sodiu-potasiu.

Problema și mecanismul codificării informațiilor sub forma influxurilor nervoase senzitive sau motoare va fi discutată la capitolul despre funcționarea receptorilor.

Legile conducerii influxurilor în nervi. Conducerea influxului nervos se face după anumite legi:

— *Legea integrității anatomice și funcționale.* Conductibilitatea este o proprietate numai a nervilor întregi, nelezați, necomprimați și neintoxicați.

— *Legea conducerii izolate.* În cuprinsul unui nerv, diferitele fibre conduc influxurile izolat una de cealaltă datorită manșonului de mielină care funcționează ca un izolator; numai așa putem înțelege de ce excitarea unei anumite zone receptoare determină întotdeauna același răspuns precis și localizat. În cadrul nervilor simpatici, formați din fibre fără teacă de mielină, din fibre nervoase cenușii (fibre Remak), influxurile pot difuza de la o fibră la alta mai ales în cuprinsul acelor care au o teacă Schwann comună.

— *Legea conducerii bilaterale.* Independent de natura funcțională a unei fibre nervoase (sau a unui nerv), centrifugă sau centripetă, dacă asupra ei acționează un excitant ia naștere un influx nervos care se

propagă în ambele sensuri, de la locul excitat în tot cuprinsul neuronului, dar nu trece la neuronul învecinat decât prin capătul axonului.

— *Viteza de conducere a influxului nervos*. Viteza de propagare a influxului de-a lungul fibrelor nervoase este mult mai mică decât aceea a curentului electric și depinde de mai mulți factori: de specie, de temperatură, de natura funcțională a fibrelor:

a) În fibrele motoare: la om, viteza este de 120 m/s; la mamifere 85 m/s; la broască 15—40 m/s; la pești 2—3 m/s; la *Anodonta* 5 m/s; la gasteropode 0,4—1,2 m/s; la insecte 100 m/s.

b) La păsări, la mamifere și la om (adică la animalele homeoterme) se constată că viteza influxului nervos este cu mult mai mică în fibrele senzitive (80 m/s) decât în cele motoare (120 m/s).

c) În fibrele nervoase parasimpatice este aproximativ de 30 m/s, iar în cele simpatice cam de 1—5 m/s.

d) În fibrele amielinice viteza este mai mică decât în cele mielinice.

— *Labilitatea și parabolioza nervilor*. Cercetînd frecvența influxurilor nervoase care apar într-un nerv în funcție de frecvența excitațiilor aplicate asupra acestuia, se constată că există o limită maximă a frecvenței de excitare, pentru care mai apare încă un număr egal de influxuri nervoase; pentru o frecvență mai mare de excitare, numărul influxurilor este mai mic decât acela al excitațiilor. Capacitatea aceasta a nervilor de a răspunde cu un număr egal de influxuri la excitațiile aplicate asupra lor a fost numită *labilitatea nervilor*. Frecvența maximă de excitare pentru care nervul mai răspunde cu un număr egal de influxuri măsoară *labilitatea maximă* a lui.

— *Neoboseala nervilor*. Practic nervii sînt considerați neobosibili; ei nu manifestă semnele caracteristice ale fenomenului de oboseală nici dacă sînt excitați 9—12 ore cu o frecvență de 50—100/s. Un nerv care funcționează consumă O_2 mai mult decât în repaus; cu cît frecvența de excitare a lui crește, crește și consumul de oxigen. Așa, nervul sciatic de broască consumă în repaus 43 mm³ de O_2 /g și oră și produce 36 mm³ de CO_2 . Dacă este excitat cu o frecvență de 100 oscil./s consumul crește cu 13 mm³ O_2 pentru fiecare gram și oră; dacă frecvența este de 280 oscil./s consumul crește cu 18 mm³ pentru gram și oră.

Consumul de oxigen al nervilor este cu mult mai mic decât al centrilor nervoși.

Datorită metabolismului lor redus nervii pot fi scoși din organism și pot funcționa normal timp de cîteva ore.

2.3.2. MECANISMELE FUNCȚIONALE ALE SISTEMULUI NERVOS

2.3.2.1. Actul reflex

Forma fundamentală a activității sistemului nervos sau „modul de funcționare a sistemului nervos” este actul reflex.

Pentru realizarea unui act reflex este absolut necesară prezența unui *arc reflex*, adică este necesar să existe: a) un receptor — format

din terminații nervoase senzitive, b) o *cale aferentă* — formată din fibre nervoase aferente, c) un *centru nervos* în care se realizează legătura funcțională a neuronului aferent cu cel eferent, d) o *cale eferentă* reprezentată de fibrele eferente care conduc influxuri nervoase de la centri la efectori; e) un *efector* — mușchi, glandă — care produce reacția de răspuns (fig. 36).

Clasificarea reflexelor. După poziția receptorului, reflexele se pot clasifica în:

a) reflexe exteroceptoare, cum sînt: întoarcerea capului la un sunet sau la o lumină; secreția de salivă sau de alte sucuri digestive după introducerea în gură a unui aliment; strănutul în urma inflamării mucoasei nazale. Toate se produc în urma excitării așanumitelor organe de simț și, obișnuit, sînt reacții complexe.

b) reflexe proprioceptoare, cum este reflexul rotulian, caracterizate prin aceea că receptorul este localizat în organul efector (fusul neuromuscular, fusul neurotendinos Golgi) sau în articulații.

c) reflexe interoceptoare, declanșate de excitarea receptorilor din interiorul organismului. Așa sînt: reflexele presoare și depresoare declanșate de excitarea zonelor reflexogene; voma provocată de excitarea mecanică sau chimică a receptorilor din mucoasa faringiană sau peretele stomacului; reflexul micțiunii, al defecației, al excreției, reflexul pilorului etc.

În raport cu organul efector al reacției reflexe, reflexele pot fi împărțite în: a) *secretorii*, b) *vasculare*, c) *trofice*, d) *motoare* (ale mușchilor scheletici și ale mușchilor netezi), și e) reflexele *senzitive* date de organele de simț.

Semnificația biologică a activității reflexe. Primul care a încercat să aprecieze reacțiile organismului animal ca un mecanism reflex realizat prin intermediul sistemului nervos a fost R. Descartes, pe la jumătatea secolului al XVIII-lea, iar primul care a introdus în știință termenul de „reflex” a fost învățatul ceh Prohaska (1784).

Actul reflex este legat, în concepția lui Descartes, de reacțiile motoare-automate și mecanice ale organismului animal, prin care acesta „se apără” de acțiunea factorilor de mediu. Concepția aceasta mecanicistă asupra activității reflexe își are originea în cea mai mare măsură în faptul că acum (în timpul lui) descoperirile în domeniul mecanicii erau uriașe. Legile mecanicii guvernau totul în univers — aceasta era concepția unanim admisă.

Dar nu numai în concepția lui Descartes, ci și în concepția unor fiziologi contemporani, noțiunea actului reflex ca mod fundamental de

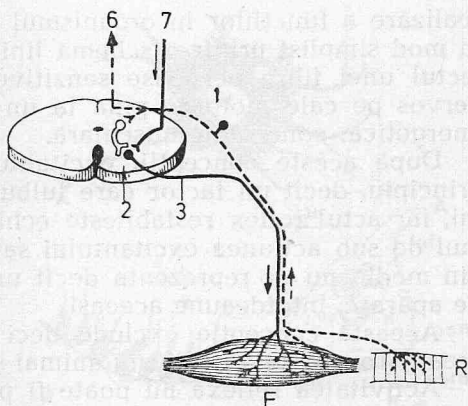


Fig. 36. Arcul reflex spinal:

R — receptor; 1 — calea centripetă-senzitivă; 2 — neuron de asociatie în centru; 3 — calea centrifugă, motoare; 6 — fasciculul ascendent; 7 — fasciculul descendent; E — efector.

realizare a funcțiilor în organismul animal, mai este încă reprezentată în mod simplist printr-o schemă liniară: o excitație locală, urmînd traseul unei fibre nervoase senzitive unice, se reflectă într-un centru nervos pe cale motoare pînă la un mușchi, unde determină o reacție energetică: contracția musculară.

După aceste concepții, excitantul din mediul extern nu ar fi, în principiu, decît un factor care tulbură liniștea și echilibrul organismului, iar actul reflex restabilește echilibrul tulburat, sustrăgînd organismul de sub acțiunea excitantului sau, cu alte cuvinte, oricare excitant din mediu nu ar reprezenta decît un factor declanșator al unei reacții de apărare, întotdeauna aceeași.

Această concepție exclude deci posibilitatea interrelațiilor active, creatoare, dintre organismul animal și mediul său de viață.

Activitatea reflexă nu poate fi privită într-un mod așa de simplist.

Actul reflex trebuie considerat ca modul fundamental de integrare funcțională unitară a organismului animal și de integrare a acestuia în mediul său de viață. Excitanții din mediul extern nu reprezintă numai factori care declanșează anumite reacții de apărare, ci trebuie considerați ca factori ce determină reacții de integrare, de adaptare ale organismului în mediul său de viață.

La baza învățurii despre activitatea reflexă I. P. Pavlov pune trei principii fundamentale: a) principiul determinismului, b) principiul caracterului structural, c) principiul unității analizei și sintezei în funcționarea cortexului cerebral.

2.3.2.2. Caracteristicile funcționale ale centrilor nervoși

Unilateralitatea propagării excitației. Într-un lanț de neuroni — așa cum este arcul reflex — influxul se transmite unilateral, de la neuronul aferent-senzitiv, la neuronul eferent-motor, datorită mecanismului de transmitere a influxului nervos de la un neuron la celălalt și apoi de la fibrele nervoase la efectori (fig. 37). Neuroni se pun în legătură

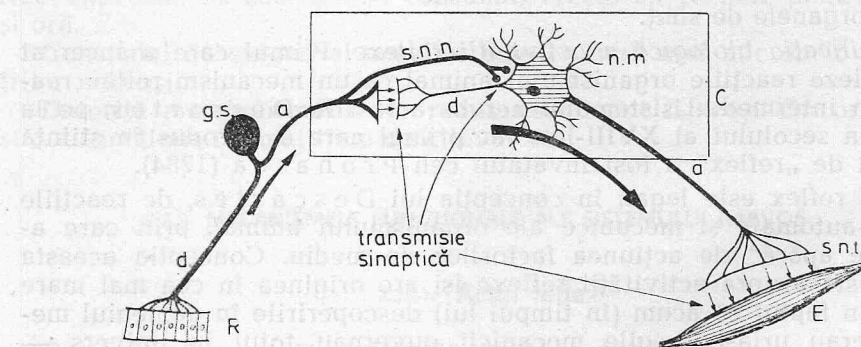


Fig. 37. Conducerea unidirecționată în centrii nervoși:

R — receptor; C — centru nervos; E — efectuator; d — dendrite; a — axon; g.s. — ganglion spinal; s.n.n. — sinapse neuroneurale; s.n.f. — sinapsă neuroterminală; n.m. — neuron motor.

unul cu celălalt la nivelul *sinapselor*, prin *contiguitate*; tot așa, la capătul lor, fibrele motoare se pun în contact cu celulele efectoare tot prin atingere. Sinapsele dintre neuroni se mai numesc și *sinapse neuromurale*, iar sinapsele dintre nervi și efectori se numesc *neuroterminale* (neuromusculare, neurosecretoare). La rândul lor, sinapsele neuromurale pot fi: *axosomatische* sau *axodendritice*, după cum axonul neuronului perisinaptic face sinapsă cu soma sau cu dendritele neuronului postsinaptic.

Transmisia sinaptică. Deși există numeroase tipuri de sinapse (fig. 38), toate au trăsătură esențială comună: între terminația fibrei presinaptice și celula postsinaptică există o discontinuitate reală. Membranele suprafeței presinaptice și ale celei postsinaptice rămân distincte și sînt, de obicei, separate de un șanț de cca 20 mμ — *șanțul sinaptic* —. Capătul terminal al fibrei presinaptice — *butonul terminal* — este bogat în mitocondrii, ceea ce indică un nivel ridicat al activității metabolice locale și are un număr mare de formații caracteristice, cunoscută în general sub numele de *vezicule sinaptice*, cu diametrul de cca 50 mμ (fig. 38).

Terminațiile nervoase presinaptice sînt, în general, așa de mici, încît ele nu pot genera un curent de excitație suficient de puternic pentru a asigura depolarizarea celulei postsinaptice. Numai în cazuri rare, cînd suprafața presinaptică este mare sau cînd șanțul sinaptic este în parte absent, se întîmplă ca influxul nervos presinaptic să asigure excitarea neuronului postsinaptic. În cele mai multe cazuri însă, semnalul trebuie amplificat de un mediator chimic.

Pentru prima dată, în 1877, D u B o i s R a y m o n d a sugerat ipoteza existenței atît a unui mecanism chimic, cît și a unui mecanism bioelectric de transmisie sinaptică în sistemul nervos central și în cel periferic.

Mecanismul chimic al transmisiei sinaptice. Ipoteza ce admite transmisia chimică se bazează pe presupunerea că în terminațiile nervoase presinaptice este sintetizat și stocat un transmitător specific; cînd influxul nervos ajunge la terminația presinaptică, se eliberează mediatorul chimic, care este „recunoscut” și reacționează cu un *receptor chimic* situat la nivelul suprafeței postsinaptice; ca urmare, are loc o modificare a permeabilității membranei postsinaptice față de ioni și

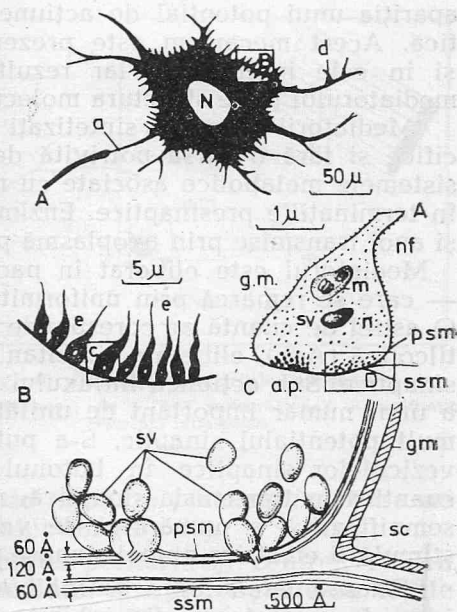


Fig. 38. Organizarea ultramicroscopică unei sinapse axo-somatische:

A, B, C, D — diferite niveluri de organizare; nf — buton terminal; m — mitocondrii; psm — membrană presinaptică; ssm — membrană postsinaptică; sc — spațiu sinaptic; sv — vezicule sinaptice; g.m. — membrană glială; ap — zone active ale sinapsei.

aparitia unui potențial de acțiune ce se propagă în celula postsinaptică. Acest mecanism este prezent atât în sinapsele excitatoare, cât și în cele inhibitoare, iar rezultatul depinde de natura chimică a mediatorului și de structura moleculară a receptorului.

Mediatorii nu pot fi sintetizați însă fără existența unor enzime specifice și fără o sursă potrivită de energie. Energia este asigurată de sistemele metabolice asociate cu mitocondriile prezente în număr mare în terminațiile presinaptice. Enzimele specifice sînt sintetizate în soma și apoi transmise prin axoplasmă pînă la nivelul sinapselor.

Mediatorul este eliberat în pachete multimoleculare — sau cuante — care se remarcă prin uniformitate în ceea ce privește mărimea lor. O astfel de cantitate ar corespunde mai multor mii de molecule de acetilcolină (Ach), eliberate simultan într-un loc anumit al suprafeței presinaptice. Sub acțiunea influxului nervos are loc o descărcare sincronă a unui număr important de unități cuantice, care face să crească mai mult potențialul sinaptic. S-a putut stabili o legătură între prezența veziculelor sinaptice în butonul terminal presinaptic și eliberarea cuantică în transmisia sinaptică; mai mult, s-a evidențiat o modificare semnificativă a numărului de vezicule sinaptice legate de frecvența stimulării electrice a unei sinapse periferice.

Sinapse excitatoare și inhibitoare. Diferitele sinapse transmit fie semnale excitatoare, fie inhibitoare. Semnalele excitatoare reduc potențialul de repaus al membranelor postsinaptice pînă la un anumit prag de depolarizare (cu 10 mV), așa încît acum celula postsinaptică reacționează conform legii „tot sau nimic”, prin generarea unui potențial de vîrf propagat, care asigură astfel transmiterea excitației în lanțul neuronal. Semnalele inhibitoare, dimpotrivă, împiedică depolarizarea membranei postsinaptice printr-o hiperpolarizare a ei și deci oprește transmiterea stimulului presinaptic și orice efect excitator.

O cale tipic nervoasă este cea prin care se transmit impulsurile care excită anumite celule nervoase și le inhibă pe altele. De exemplu, în controlul mișcărilor membranelor este esențial faptul că același stimul care provoacă reflexul flexor, excitînd neuronii motori-flexori, poate în același timp să facă să înceteze contracția mușchilor opuși — extensori — inhibînd neuronii motori-extensori.

Se admite că toate ramificațiile unui anumit neuron eliberează aceeași substanță mediatoare în timpul activității și că aceasta produce același efect asupra tuturor celulelor interconectate. Efectele inhibitoare ale unui neuron, care este în același timp și excitator, se obțin de obicei prin acțiunea unui neuron inhibitor intermediar. Un astfel de neuron inhibitor (fig. 39) este intercalat pe calea inhibitoare și,

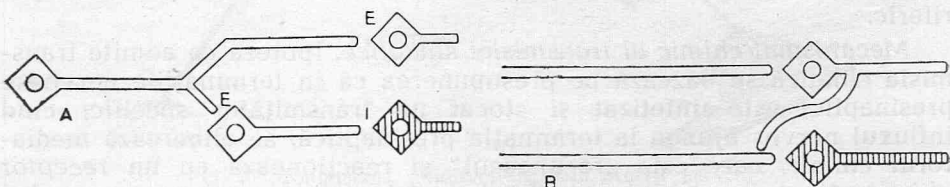


Fig. 39. Mecanisme ale inhibiției:

A — prin neuron intermediar (I); B — presinaptică; E — excitație; I — inhibiție

odată excitat, produce la toate terminațiile sale mediatorul chimic inhibitor. Un exemplu tipic îl oferă *celulele Renshaw* din măduva spinării: un neuron motor spinal, care trimite o fibră nervoasă colinergică la mușchiul periferic, are și o ramificație intraspinală recurentă ce sinaptizează cu neuronul Renshaw (fig. 40); acesta din urmă — neuron intermediar inhibitor — exercită un anumit control asupra activității neuronului motor prin retroaferentație.

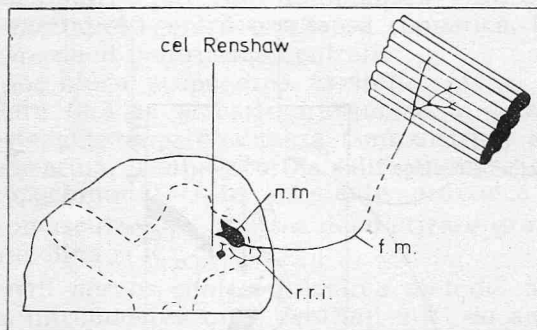


Fig. 40. Inhibiție prin celule Renshaw :
nm — motoneuroni; fm — fibră motoare; r.r.i. — ramificație recurentă intraspinală.

În ultimii ani, se admite o formă de *inhibiție presinaptică*, care nu mai necesită prezența unui mediator inhibitor (fig. 39).

Mediatorii chimici în sistemul nervos periferic și central. Pentru ca o substanță să poată fi socotită mediator sinaptic trebuie să excite sau să inhibe neuronii cu care este în legătură, demonstrându-și astfel prezența în neuronii presinaptici și eliberarea ei în timpul activității nervoase. În final, dacă substanța are un antagonist chimic specific, acesta ar putea bloca transmisia sinaptică.

Pentru sinapsele periferice — neuroterminale — avem astăzi o imagine destul de completă a mecanismului și destule informații despre identitatea mediatorului chimic. Vom analiza mai în detaliu *transmisia la sinapsele neuromusculare*. Diametrul axonului denudat. În apropierea terminației sale, este sub 10μ , iar diametrul fibrei musculare este de cel puțin 100μ . Deci zona membranei musculare care trebuie depolarizată este de cel puțin 100 de ori mai mare decât zona terminației nervoase. În aceste condiții, mecanismul transmisiei sinaptice eficace nu poate fi decât cel chimic.

La nivelul joncțiunii dintre nerv și fibrele musculare scheletice, mediatorul chimic este cu siguranță *acetilcolina* (fig. 41). Fibrele preganglionare ale sistemului nervos vegetativ, ca și fibrele postganglionare, parasimpatice, eliberează Ach: aceste fibre se mai numesc și *fibre colinergice*. Fibrele postganglionare simpatice eliberează *noradrenalină* și se mai numesc *fibre adrenergice* (fig. 42).

Transmisia neurochimică la nivelul sinapsei neuromusculare (la nivelul plăcii terminale) se poate urmări în mai multe etape:

— Influxul nervos ajuns în regiunea butonului terminal presinaptic provoacă eliminarea unui număr de cuante de Ach, cam din 200 de zone mici, fiecare conținând un număr constant de 100 pînă la 10000 de molecule de Ach; numărul de puncte care pun în libertate Ach în cursul activității crește proporțional cu concentrația în Ca^{2+} și invers proporțional cu a Mg^{2+} din lichidul interstițial.

— Ach eliberată din veziculele sinaptice ale butonului terminal presinaptic difuzează prin șanțul sinaptic și intră în reacție cu receptorii

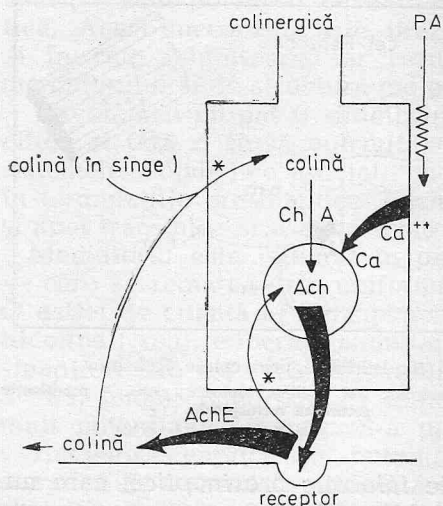


Fig. 41. Mecanismul colinergic al transmisiei sinaptice:

ChA — colinacetilaza; Ach — acetilcolina; AchE — acetilcolinesteraza; PA — potențial de acțiune parasimpatic (după S. Wright).

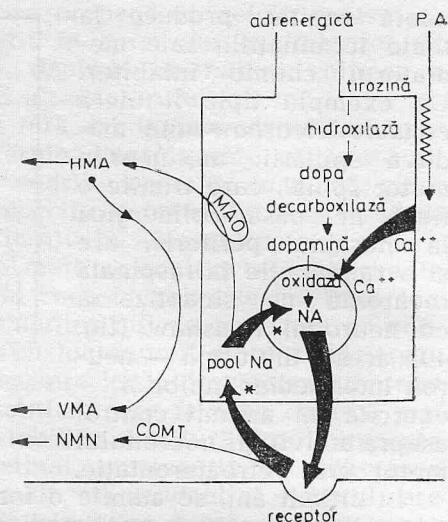


Fig. 42. Mecanismul sinaptic adrenergic:

P.A. — potențialul de acțiune presinaptic; N.A. — noradrenalina; MAO — monoamin-oxidaza; HMA — acidul 3,4-dihidroxi-mandelic; VMA — acidul vanilil-mandelic; NMN — normetanefrină; COMT — catecol-o-metil-transferază (după S. Wright).

din membrana postsinaptică, formînd un *complex Ach-receptor*. Se admite că ar exista două tipuri de receptori colinergici în plăcile terminale: receptorul propriu-zis, care în combinație cu Ach determină depolarizarea plăcii terminale, și receptorul hidrolizant specific — *acetilcolinesteraza* (AchE) — care inactivează Ach, desfăcînd-o în colină și acetat; concentrația plăcii terminale în AchE este suficient de mare ca să inactiveze, prin hidroliză, Ach în câteva milisecunde, în concordanță cu durata calculată a transmisiei sinaptice neuromusculare. Raportul dintre complexul Ach-receptor și AchE nu este complet stabilit: complexul Ach-receptor este inactiv pentru transmisia sinaptică, dar el se modifică rapid într-o formă depolarizantă activă, pentru un timp foarte scurt, atît cît este necesar ca AchE să inactiveze Ach; în aceste condiții, oricît de mare va fi concentrația de AchE, transmisia sinaptică este asigurată prin disocierea de Ach-activă din complexul Ach-receptor.

— Ca urmare a acțiunii Ach, permeabilitatea membranei postsinaptice crește pentru ioni liberi (Na^+ și K^+ în special), prin formarea unor „pori”, ceea ce duce la o serie de microregiuni de „scurtcircuitări” ale membranei. Ca o consecință se produce depolarizarea membranei postsinaptice; cînd aceasta atinge un anumit nivel, are loc apariția și propagarea potențialului de acțiune, în ambele sensuri, în fibra musculară. Modificările de potențial care se produc în regiunea plăcii terminale, induse de acțiunea specifică a Ach, poartă numele de *potențialul plăcii terminale* sau, mai simplu, *potențialul de placă*.

Transmiterea la nivelul sinapselor neuroterminale prezintă două particularități de bază:

— timpul de întârziere este relativ mare față de sinapsele centrale, de 0,5—1 ms, în propagarea excitației; pentru o sinapsă simpatică, latența este de 4—10 ori mai mare decât pentru una centrală;

— există substanțe care pot bloca propagarea excitației numai la nivelul sinapsei neuromusculare fără să afecteze transmisia în sinapsele centrale. Unele din aceste substanțe blochează (sau distrug) receptorul propriu-zis: d-tubocurarina, l-tubocurarina, dimetileter-d-tubocuranina, intocostrina, benzochinonul. Alte substanțe provoacă o inexcitabilitate totală — neuromusculară — printr-o depolarizare gravă a plăcii: decametoniu, succinilcolina și K^+ .

Pentru sinapsele din sistemul nervos central folosirea metodei microiontoforezei, care a permis introducerea unor cantități mici de anumite substanțe pe o suprafață mică în jurul unui neuron (cu o rază sub 50 μ), permite imitarea elaborării normale a mediatorului din terminațiile nervoase, prin utilizarea impulsurilor foarte scurte de curent iontoforetic. Una dintre cele mai interesante concluzii ale acestor lucrări este faptul că cei mai mulți neuroni centrali nu sînt afectați prea puternic de substanțe ca: Ach, adrenalina, noradrenalina, 5-hidroxitriptamină și histamină, care au o acțiune însemnată asupra nervilor periferici și asupra celulelor musculare. Toate aceste substanțe sînt considerate însă ca mediatori potențiali ai neuronilor centrali. Această presupunere concordă și cu identificarea, în terminațiile nervoase centrale izolate prin ultracentrifugare fracționată, a aminelor biogene amintite (acetilcolina, 5-hidroxitriptamină, noradrenalina, dopamina și histamină), ca și a enzimelor colinacetilază, colinesterază, 5-hidroxitriptofan-decarboxilază și catecol-O-metiltransferază.

S-a identificat un singur fel de sinapsă centrală unde, iontoforetic, Ach a acționat cu siguranță ca un mediator sinaptic: la ramificațiile terminațiilor recurente ale fibrelor nervoase motoare din măduva spinării, care se termină pe neuronii intermediari inhibitori — celulele Renshaw.

Asupra unei alte categorii de neuroni centrali, situați profund în cortexul cerebral, Ach are un efect tardiv și prelungit. Acești neuroni sînt înconjurați de o rețea de fibre aparent colinergice care vin, probabil, din regiuni mai vechi din punct de vedere filogenetic, ale protocerebrului, septumului și striatului. Acțiunea lentă a Ach asupra acestei categorii de neuroni corticali apare incompatibilă cu mecanismul sinaptic rapid, dar ea poate avea un rol în controlul excitabilității profunde. Rețeaua colinergică ar putea să facă parte dintr-un sistem activator ascendent, prin care centrii din etajele inferioare influențează activitatea cortexului cerebral.

O eficacitate remarcabilă a manifestat *acidul glutamic*, cu o acțiune excitantă acută. Sistemul nervos central are un conținut ridicat de acid glutamic și are toate enzimele necesare atât pentru sinteza, cît și pentru inactivarea sa. Acțiunea sa, în cursul investigațiilor iontoforetice, a fost asemănătoare cu acțiunea Ach asupra celulelor Renshaw.

O atenție deosebită s-a acordat *acidului γ -aminobutiric* (GABA), un depresor foarte eficient al neuronilor centrali. Studii tot mai numeroase dovedesc că acest aminoacid joacă un rol esențial în sinapsele inhibitoare din creier.

Viteza de conducere a influxurilor în centri. Observațiile și experiențele arată că între momentul excitației și momentul răspunsului trece un anumit timp, mai lung sau mai scurt, în funcție mai ales de intensitatea excitantului, timp care se numește *timpul reflexului* (T.R.). Timpul acesta este cu mult mai mare decât timpul necesar ca influxul nervos să străbată calea aferentă (*t.a.*) și calea eferentă (*t.e.*) a arcului reflex:

$$T.R. > t.a. + t.e.$$

Diferența rezultă din faptul că în centrul nervos la nivelul sinapselor se pierde un anumit timp pentru ca influxul să poată trece de la un neuron la altul. Timpul acesta mai poartă numele de *timpul de întârziere în centri* (*t.c.*). Astfel:

$$T.R. = t.a. + t.e. + t.c.$$

Sumarea excitațiilor în centrul nervos. Fiecare excitație liminală sau supraliminală ajunsă în centrul nervos determină un răspuns, dar și excitații subliminale care, aplicate succesiv, nu provoacă un răspuns, când sînt aplicate simultan pot provoca răspunsul prin fenomenul de sumare a efectelor lor în centri.

Exemplu tipic de astfel de sumări este actul reflex al strănutului care apare numai ca rezultat al excitării prelungite a receptorilor localizați în mucoasa nasului de către mucusul acumulat, de către particulele de praf sau alte substanțe iritante.

Condiția ca excitațiile subliminale să se poată suma este ca ele să acționeze simultan asupra aceleiași suprafețe receptoare.

Fenomenul de facilitare, de ușurare se observă în neuronul intermediar și cel motor, în urma stimulului aferent. Una din manifestările acestui fenomen poate fi scurtarea timpului central al reflexului.

Fenomenul de ușurare al efectuării unui reflex este evident atunci cînd, în timp ce se manifestă acest reflex, se excită centrul nervos superior care-l reglează; reflexul rotulian este mult ușurat dacă în timp ce se produce se strîng puternic pumnii.

Iradierea excitației. Influxul nervos excitator se poate răspîndi în centrul nervos într-o zonă mai restrînsă sau mai largă, după cum excitantul a fost mai slab sau mai puternic. Așa, după excitarea slabă a plantei piciorului se produce în mod reflex flexiunea articulației tibio-plantare. Pe măsură însă ce crește forța excitantului, primei mișcări reflexe i se poate alătura mișcarea articulației genunchiului și cea coxală și chiar o mișcare complexă. La broască se poate evidenția acest fenomen prin experiența numită „verificarea legilor reflexelor” (fig. 43):

a) un excitant slab, aplicat într-o zonă receptoare localizată (laba piciorului stîng posterior) determină un răspuns local — *legea localizării reflexelor*.

b) un excitant mai puternic aplicat în aceeași zonă receptoare, determină flexiunea piciorului corespunzător — *legea unilateralității reflexelor*.

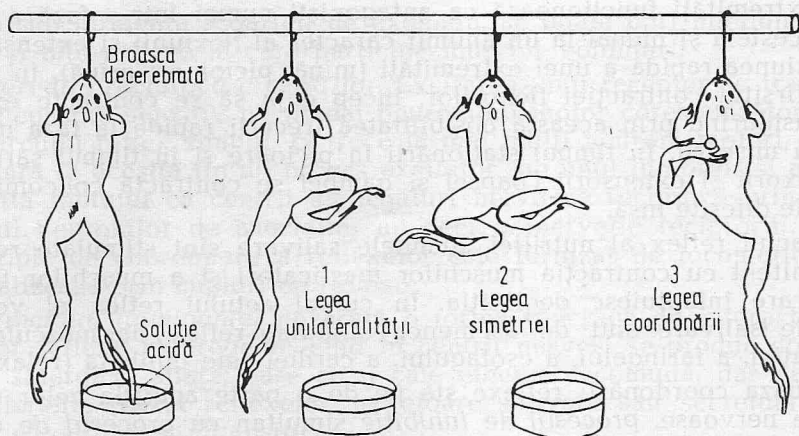


Fig. 43. Experimentul „legile reflexelor”.

c) un excitant și mai puternic determină pe lângă flexiunea piciorului corespunzător și flexiunea piciorului simetric — *legea simetriei reflexelor*.

d) crescând forța excitantului se provoacă flexiunea atât a picioarelor posterioare, cât și a celor anterioare — *legea iradierii reflexelor*.

e) un excitant foarte puternic produce mișcări generalizate ale animalului — *legea generalizării reflexelor*.

Creșterea răspunsului odată cu creșterea forței excitantului aplicat mereu pe aceeași zonă receptoare, ne arată că în centrii nervoși excitația poate iradia la zone din ce în ce mai întinse; diferitele arcuri reflexe nu sînt deci izolate unul de celălalt, ci se pot influența foarte mult între ele. Legătura între reflexe se realizează la nivelul centrilor nervoși prin intermediul neuronilor de asociație.

Caracterul coordonat al actelor reflexe. Mișcările reflexe sînt coordonate. Caracterul coordonat al mișcărilor reflexe, constă în faptul că în cazul acestora se observă nu numai un anumit acord în starea funcțională a mușchilor a căror contracție este obligatorie pentru executarea mișcării respective, ci și un acord al stării funcționale între acești mușchi și antagoniștii lor și chiar și musculatura unei întregi regiuni corporale (fig. 44).

Raporturile sinergice sau antagoniste între efectori nu sînt invariabile. Ele se schimbă în funcție de caracterul activității efectuate. Așa, flexorii și extensorii

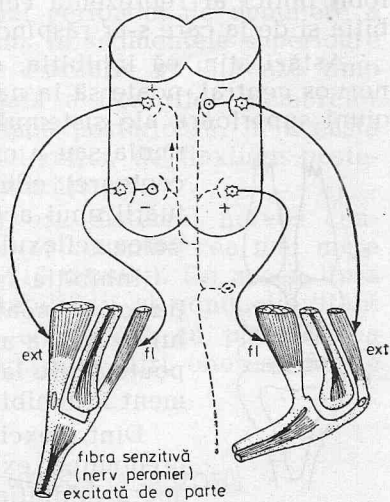


Fig. 44. Schema sistemului de cuplare a reflexelor flexoare (fl) și extensoare (ext) care au fost declanșate prin excitarea unei singure zone receptoare.

unei extremități funcționează ca antagoniști numai într-o fază a mișcării acesteia și numai la un anumit caracter al flexiunii și extensiunii. La flexiunea rapidă a unei extremități (mână, picior ori aripă), în fugă, spre sfârșitul contracției flexorilor, încep deja să se contracte extensorii, asigurând prin aceasta posibilitatea trecerii rapide la faza următoare a mișcării. În timpul staționării în picioare și în timpul săriturilor, flexorii și extensorii coapsei și gambei se contractă concomitent, în grade diferite însă.

În actul reflex al nutriției, glandele salivare sînt stimulate reflex, concomitent cu contracția mușchilor masticatori și a mușchilor faringieni care înfăptuiesc deglutiția. În cursul actului reflex al vomei, glandele salivare sînt de asemenea stimulate reflex, dar musculatura masticăției, a faringelui, a esofagului, a cardiei este inhibată (relaxată).

La baza coordonării reflexe stă pe de o parte apariția celor două procese nervoase, *procesul de inhibiție* simultan cu *procesul de excitație*, iar pe de altă parte, *inervația reciprocă a centrilor nervoși*.

Inhibiția în centrii nervoși a fost dovedită pentru prima dată în mod experimental de către Secenov, în 1862, prin următoarea experiență: la o broască se descoperă encefalul, se înlătură emisferele (fig. 45) și apoi se măsoară timpul reflexului de flexiune al piciorului stîng posterior, provocat de introducerea labei acesteia într-o soluție de acid acetic 60/0; apoi se provoacă excitația puternică a lobilor optici, punînd pe aceștia un cristal de sare de bucătărie; măsurînd din nou timpul reflexului de flexiune de la început, se găsește că acesta este acum mult mai mare. Deci excitarea lobilor optici a provocat o inhibare a reflexului medular de flexiune (și a altor reflexe).

Din această experiență, Secenov a mai tras și concluzia că lobii optici ar reprezenta centrul în care ia naștere întotdeauna inhibiția și de la care s-ar răspîndi apoi la ceilalți centri.

Astăzi știm că inhibiția, ca și excitația, în o regiune a sistemului nervos central, poate să ia naștere nu numai în urma excitării unor regiuni superioare ale sistemului nervos central, ci și în urma excitării unuia sau a cîtorva neuroni aferenți (a unei regiuni receptoare), adică ea poate să ia naștere și în timpul efectuării unui act reflex oarecare și poate să ducă la inhibarea reflexului respectiv.

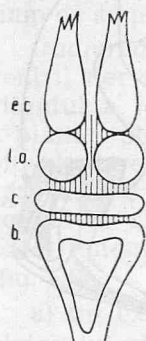


Fig. 45. Encefalul de broască: e.c. — emisferele cerebrale; l.o. — lobii optici; c. — cerebela; b. — bulbul.

Inhibiția însoțește invariabil excitația; ca și excitația, ea se poate propaga dincolo de granițele segmentului în care a apărut. Aceeași celulă (sau grupe de celule) poate să fie la un moment dat în excitație, iar în alt moment în inhibiție și invers.

Dintre excitațiile care vin la centri prin diferiți nervi, predomină excitația cea mai puternică. În consecință apare inhibiția reflexului care trebuia să apară la excitația slabă. Astfel în cursul durerilor puternice, pentru a nu executa mișcări de apărare, adeseori se strînge din dinți; uneori se mușcă limba sau buzele pentru a nu rîde cu ocazia gîdilării; inhibiția multor reflexe poate să

apară sub influența scoarței; de exemplu, se poate opri micțiunea, cliptul și alte reflexe la care participă mușchii voluntari.

Inervația reciprocă a centrilor. Excitarea unui receptor se transmite prin neuronul senzitiv nu numai neuronului motor corespunzător schemei arcului reflex simplu, ci trece la mai mulți neuroni motori, făcând să apară la aceștia fie un proces excitator, fie unul inhibitor și aceasta datorită faptului că centrii au legături nervoase reciproce prin intermediul neuronilor de asociație; au deci o inervație reciprocă. Exemplul tipic de coordonare a reflexelor este furnizat de locomoție, care se realizează prin cupluri de reflexe.

Principiul dominanței ne arată o formă specifică de interacțiune a actelor reflexe heterogene: când în centrii nervoși se produc două reflexe sinergice, aliate, care au o cale efectoare comună, dar au două căi aferente (cazul reflexelor secretoare salivare sau secretoare gastrice) efectul lor se intensifică.

Când în acești centri apar reflexe heterogene (de exemplu, reflexul de micțiune și reflexele de mișcare), în același timp, se manifestă numai efectul unuia dintre ele și acesta mai intens decât atunci când reflexul respectiv se produce singur. Aceasta înseamnă că focarul de excitație al reflexului ce se manifestă este dominant și se întărește prin atragerea către el a celui de al doilea focar și astfel inhibă cel de-al doilea reflex.

Reflexul de micțiune este dominant la cal și la om; în timpul lui reflexele locomotoare nu se pot produce.

Reflexul de îmbrățișare manifestat de masculii broaștelor este extrem de puternic în perioada de primăvară; prin contracția flexorilor membrelor anterioare masculul poate să cuprindă puternic femela, menținând-o în această poziție în tot timpul perioadei de depunere a ouălor care poate dura pînă la 10 zile. Acum, în segmentele superioare ale măduvei spinării există un proces de excitație ce durează timp lung și asigură astfel contracția îndelungată a flexorilor membrelor anterioare. Aplicarea unor excitații pe o labă posterioară, în această perioadă, nu are drept urmare apariția unui reflex de flexiune posterior ci, dimpotrivă, întărește reflexul de îmbrățișare.

Metabolismul și oboseala centrilor nervoși. Sistemul nervos central este foarte sensibil la lipsa de oxigen (el consumă cea mai mare cantitate de oxigen: 100 g consumă 10 cm³/10 minute). De aceea lipsa oxigenului duce repede la pierderea excitabilității și conductibilității centrilor, la dispariția reflexelor care se efectuează cu participarea lor. Ca urmare a metabolismului foarte ridicat, centri obolesc foarte repede.

2.3.3. FUNCȚIA SENZITIVĂ A SISTEMULUI NERVOS (ANALIZORII)

Organismul animalelor și omului intră în relații informaționale, atât cu mediul său de viață cît și cu propriul său mediu intern, prin *mecanismele* funcționale specializate ale *analizorilor*. Grație acestora, ființa vie este capabilă să manifeste superioritate marcantă asupra orică-

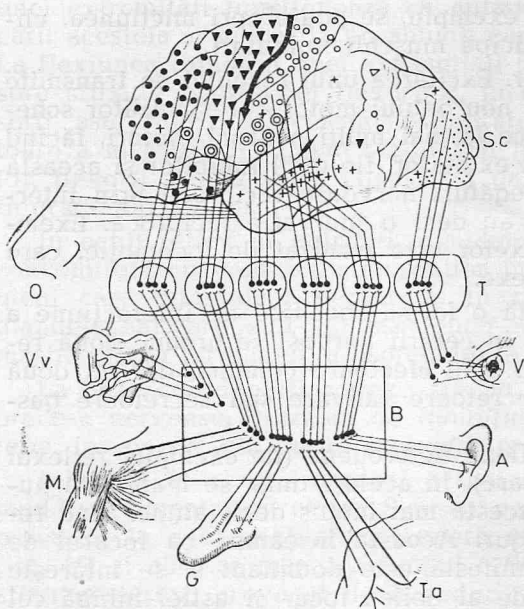


Fig. 46. Schema generală a analizorilor omului :
 O - olfactiv ; Vv - visceral ; M - muscular ; G - gustativ ;
 Ta - cutanat ; A - auditiv ; V - vizual ; B - bulb ;
 T - talamus ; Sc - cortexul cerebral.

tează și adaptează comportamentul animalului; în majoritatea cazurilor este implicat și sistemul glandular, cu sarcini mai ales în restabilirea echilibrului vegetativ.

rei mașini, în domeniul recepționării și tratării informației (fig. 46).

Semnalele de natură foarte variată (mecanică, acustică, electro-magnetică, chimică etc.) sînt percepute la nivelul structurilor receptoare specializate și transmise, sub forma unor mesaje codificate, pe căi nervoase conducătoare, căile aferenței senzoriale specifice, pînă la *centrii nervoși de proiecție* unde sînt supuse unor operații complexe de integrare, de asociere, de comparare și de retroacțiune. Într-un interval de timp scurt și cu cheltuială de energie mică, informația senzorială este stocată în memorie sau este utilizată sub formă de ordin de răspuns ce este transmis pe căile nervoase eferente la organele efectoare, în special sistemul muscular, care orien-

2.3.3.1. Receptorii

Sarcina fundamentală a receptorilor este de a transforma informația stimulatorie, atît de diferită după natura fizico-chimică a purtătorilor ei, într-o formă unică, proprie sistemului viu — *influxul nervos* — care, sub această formă, este transmisă și prelucrată în capătul central al mecanismului analizator.

Din punct de vedere funcțional, zonele receptoare acționează astfel ca niște traductori înalt specializați, cu o mare capacitate de adaptare, într-un regim energetic economic pentru organismul viu.

Natura și organizarea receptorilor. Aparatul receptor, în forma lui cea mai primitivă, este reprezentat de către celulele sensibile la excitației mecanice și chimice, răspîndite uniform în tegumentul corpului la nevertebratele cu structura cea mai simplă.

Pe măsură ce structura corpului devine mai complexă și deplasarea în mediu mai orientată, are loc o concentrare a celulelor sensibile în plăci receptoare dispuse în anumite regiuni ale corpului și în special, în regiunea anterioară ce se diferențiază în cap, paralel cu o specializare adaptativă a lor. Astfel, în regiunea orificiului bucal se recepțio-

nează mai ales excitațiile chimice; pe tentacule sînt grupuri de celule care sînt excitate de factori mecanici etc.

Treptat, aceste zone receptoare constituie adevărate aparate receptoare, cu o structură proprie și un mod de funcționare specific. Această diferențiere a aparatelor receptoare este strîns legată de dezvoltarea și organizarea structurală a sistemului nervos și ea se face întotdeauna paralel cu capacitatea de mișcare a animalelor, sub acțiunea determinantă a factorilor din mediul înconjurător. Capătul anterior — capătul cefalic — al corpului animalelor devine astfel sediul aproape al tuturor organelor receptoare și sediul segmentului celui mai dezvoltat al sistemului nervos — ganglionii cerebroizi și subesofagieni la nevertebrate și encefalul la vertebrate.

Din momentul apariției receptorilor la distanță (și a analizorilor corespunzători), organul văzului, auzului și mirosului, animalele intră în relații mult mai strînse și mai complexe cu mediul lor de viață.

La animalele superioare aparatele receptoare (ca și analizorii corespunzători) prezintă structurile cele mai complexe și gradul de diferențiere cel mai înalt; în funcție de aceasta și analiza factorilor excitanți este foarte fină.

Receptorii au fost clasificați după poziția lor în: *exteroreceptori* și *interoreceptori*.

Exteroreceptorii, localizați la suprafața corpului, percep informațiile din mediul exterior: vizuale, auditive, vestibulare, olfactive, gustative, tactile, termice, dureroase, electrice.

Interoreceptorii, localizați în profunzimea țesuturilor, percep schimbările din mediul interior: proprioreceptori musculari și tendinoși; visceroreceptori; presoreceptori, chemoreceptori.

Așa cum se poate vedea și în figura 47, *organizarea celulară a receptorilor* este diferită. Sînt unii receptori la nivelul cărora stimulul informațional specific acționează direct asupra neuronului senzitiv; în această categorie putem cuprinde chemoreceptorii olfactivi și sino-carotidieni, proprioreceptorii musculari și tendinoși, receptorii tegumentari.

La nivelul receptorilor auditivi, vestibulari, gustativi și vizuali ai artropodelor, stimulul acționează asupra unor celule epiteliale specializate, care induc apoi excitarea neuronilor senzitivi.

La nivelul receptorului vizual al vertebratelor, neuronul senzitiv care elaborează influxul nervos specific, este și mai profund, la capătul unui lanț; conuri sau bastonașe — celule bipolare — celule ganglionare — influx nervos.

Indiferent de care tip de receptori este vorba, întotdeauna procesul de traducere a mesajului informațional

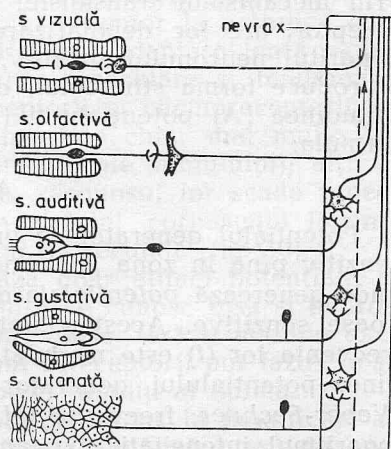


Fig. 47. Originea celulară a receptorilor.

excitator în mesaj nervos codificat se încheie și se desăvârșește la nivelul neuronului senzitiv al receptorului.

La metazoarele superioare, majoritatea receptorilor și în special a exteroreceptorilor funcționează în cadrul unui sistem structural complex, cunoscut sub denumirea de „organ de simț”. De fapt, acesta nu numai că protejează receptorii, dar creează și condiții optime pentru funcționarea lor; așa este cazul retinei din globul ocular, al organului Corti din urechea internă etc.

Funcționarea receptorilor. Sistemul receptor al fiecărei specii animale este complex și adecvat condițiilor de viață, în așa fel încât să satisfacă cerințele unei integrări optime. Deși foarte diferențiați după specializarea lor, receptorii prezintă unele proprietăți funcționale comune.

Fiecare receptor este un traductor capabil să asimileze o anumită formă de energie, proprie unei anumite categorii de stimuli informaționali și să elaboreze influxul nervos, purtător al informației senzoriale, formă comună tuturor receptorilor și, în același timp, proprie sistemului nervos. Odată cu elaborarea influxului nervos, receptorul asigură și o codificare calitativă și cantitativă a informației senzoriale.

Codificarea calitativă este asigurată de specializarea receptorilor, care sînt capabili să recunoască și să asimileze numai o anumită categorie de stimuli: mecano-receptori (atingere-presiune, vibrații sonore, mișcare variată liniară sau angulară, tensiune musculară sau tendinoasă etc.); chemoreceptori (gust, miros, tensiune, CO_2 și O_2 etc.); fotoreceptori; termoreceptori; electoreceptori.

Codificarea intensității stimulării se realizează în cursul excitării receptorilor specifici.

Acționînd asupra celulelor senzoriale, stimulul determină excitarea acestora însoțită întotdeauna și de modificarea potențialului de repaus al lor — potențialul transmembranar —, cu apariția variației negative, *potențialul de receptor*, care reproduce forma stimulului (fig. 48). Prin mecanismul transmisiei sinaptice, sub acțiunea potențialului de receptor, are loc depolarizarea postsinaptică și astfel ia naștere, în dendritul neuronului senzitiv, un *potențial generator*; acesta nu mai reproduce forma stimulului, dar codifică intensitatea (I) lui prin amplitudinea (A) potențialului (fig. 48), în cele mai multe cazuri după formula:

$$A = k \cdot \lg(I)$$

Potențialul generator se propagă în dendritele și soma neuronului senzitiv pînă în zona „pacemaker”-ului, conul de origine al axonului, unde generează *potențialele de acțiune propagate* sau influxurile nervoase senzitive. Acestea sînt identice ca formă și amplitudine, dar frecvența lor (f) este modulată proporțional — dependent de amplitudinea potențialului generator (fig. 48) — în conformitate cu *legea Weber-Fechner*: frecvența influxurilor nervoase este proporțională cu logaritmul intensității excitantului (între anumite limite):

$$f = k' \cdot \lg(I)$$

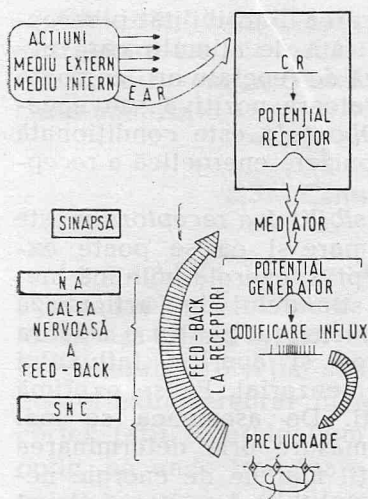


Fig. 48. Mecanismul traducerii și codificării informațiilor senzoriale (E.A.R.) în influx nervos;

C.R. — celulă senzitivă receptoare;
N.A. — neuron aferent; S.N.C. — sistem nervos central (după W. Rüdiger).

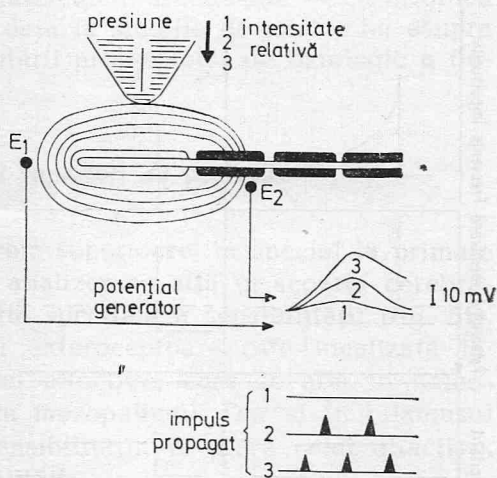


Fig. 49. Codificarea informației de presiune de către un corpuscul Vater din tegument (după W. Rüdiger).

În cazul în care stimulul acționează direct asupra dendritei neuronului sensibil (asupra terminațiilor libere sau acelea încapsulate ale corpusculilor senzitivi, sau a dendritei neuronilor olfactivi), apare potențialul generator care induce apariția potențialului de acțiune în axon—influxul nervos senzorial — modulat în frecvență (fig. 49).

Energetica excitării. Toată energia consumată în funcționarea receptorilor și elaborarea influxului nervos rezultă din mecanismele energetice proprii. Energia stimulului are rolul de a declanșa și modula reacțiile energetice ale receptorului.

Adaptarea, aclimatizarea și oboseala receptorilor. Fenomenul de adaptare privește evoluția răspunsului unui receptor la acțiunea continuă a unui stimul. Unii receptori manifestă o adaptare lentă — *receptori tonici* (receptorii articulari, fuserile musculare și tendinoase; receptorii aparatului vestibular: presoreceptorii și chemoreceptorii arteriali; aceștia pot transmite informații senzoriale chiar mai multe ore la rând, dacă nu se produc modificări însemnate ale stimulului); alții — *receptori fazici* — au o adaptare rapidă; răspunsul lor scade repede (receptorii de tact și de presiune și în special corpusculii Pacini); adaptarea acestora se face în câteva miimi de secundă (fig. 50).

În general, neuronii receptori formează doar atunci potențiale de acțiune când sînt activați de către excitanți; se cunosc însă și neuroni receptori care emit continuu impulsuri nervoase, fără o acțiune excitatoare sesizabilă — o „activitate spontană”. Receptorii pur fazici aparțin primului tip; cei tonici aparțin, de obicei, tipului al doilea.

Receptorii fazici reacționează deosebit de intens la modificări ale excitantului; la receptorii tonici găsim întotdeauna un nivel de excitație stabil în tot cursul acțiunii excitantului. *Aclimatizarea* privește

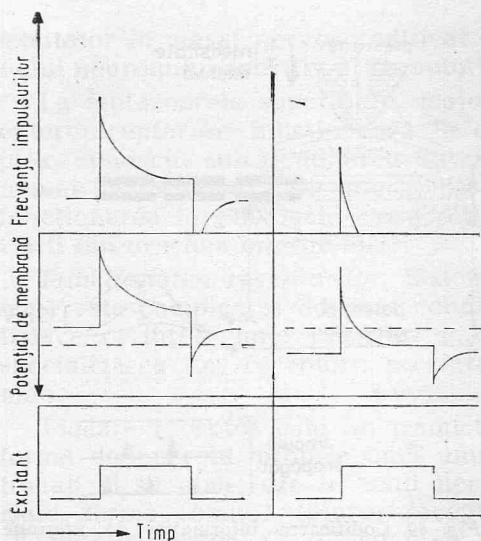


Fig. 50. Diferența între un neuron receptor tonic (cu activitate spontană) în stînga și unul fazic (cu adaptabilitate rapidă) în dreapta (după E. Florey).

modificarea sensibilității receptorului față de stimulii care acționează de repetate ori; ea poate avea valoare pozitivă sau negativă. *Oboseala* este condiționată de o epuizare energetică a receptorului.

Sensibilitatea receptorilor este foarte mare și ea se poate exprima prin energia minimă necesară stimulului care acționează timp îndelungat pentru a asigura excitarea și apariția influxului nervos senzorial. Ea se exprimă în wați. De asemenea se mai poate măsura prin determinarea cantității minime de energie necesară în timpul cel mai scurt pentru a excita receptorii și se exprimă în w/s.; în cazul ochiului omului este de $5,10^{-17}$ wați, iar pentru receptorii de presiune din piele este de numai $2,10^{-10}$ wați.

Sensibilitatea receptorilor este supusă permanent controlului unor centre corticale și subcorticali, ceea ce asigură o modelare a ei, prin influxuri facilitatoare sau inhibitoare, în concordanță cu variațiile homeostazice interne sau cu solicitările mediului înconjurător.

Raporturi de inhibiție între receptori. În cimpurile receptoare mai largi, receptori învecinați sînt uniți prin interconexiuni laterale foarte dezvoltate, cu originea în același receptor sau chiar în unii centre nervoși. Pe această bază structurală, în unii receptori poate să apară inhibiția în timp ce în cei învecinați este excitație, mărindu-se astfel contrastul.

Așa este cazul retinei ochiului de *Limulus* și al mamiferelor unde se asigură accentuarea conturului imaginilor; în aparatul cochlear al urechii care asigură o mai bună discriminare tonală; la nivelul receptorilor cutanați, unde ameliorează mult discriminarea tactilă.

2.3.3.2. Căile aferenței specifice

Informația senzorială specifică este condusă pe căile proprii aferenței specifice, pînă în capătul central propriu fiecărui mecanism analizor, sub o formă comună întregului sistem senzitiv, aceea a influxurilor nervoase modulate în frecvență. La diferitele niveluri ale axului nervos central, o parte din informația senzorială este preluată și prelucrată de anumiți centre care prezidează astfel anumite etape ale integrării senzitivo-efectoare.

Căile sensibilității specifice — fasciculele ascendente — cu originea și traiectul lor, au fost cunoscute deja la studiile de anatomie; asupra lor se va reveni în contextul discutării problemelor de fiziologie a fiecărui analizor.

2.3.3.3. Centrii nervoși superiori de proiecție

La mamifere, în general și la cele superioare, în special la primate și om, capătul central al fiecărui analizor se află în scoarța cerebrală, în așa-numitele arii de proiecție specifică a sensibilității (fig. 51). În general, proiecția sensibilității exteroceptoare este localizată în neocortexul cerebral în afara celei olfactive, care se află în paleocortex (atât în arhipalium cât și în mezopalium). Dar și în talamusul optic, pe unde trec toate căile sensibilității, în afara celei olfactive, există o zonare a diferitelor sensibilități.

La vertebratele inferioare, chiar și la păsări, la care există numai o scoarță primitivă sau aceasta este slab dezvoltată, talamusul optic este segmentul nervos superior la nivelul căruia se face integrarea senzitivă.

La nevertebrate, în special la artropode (insecte și crustacei), ca și la moluștele cefalopode, ganglionii cerebroizi foarte puternic dezvoltati prelucrează întreaga informație senzorială și asigură astfel baza fiziologică a comportamentului acestora, uneori uimitor de complex. La insecte, *protocerebrumul* prelucrează informația vizuală, *deutocerebrumul* pe aceea furnizată de aparatul sensibil antenar, iar *tritocerebrumul* este în legătură cu segmentul bucal și cu partea anterioară a intestinului.

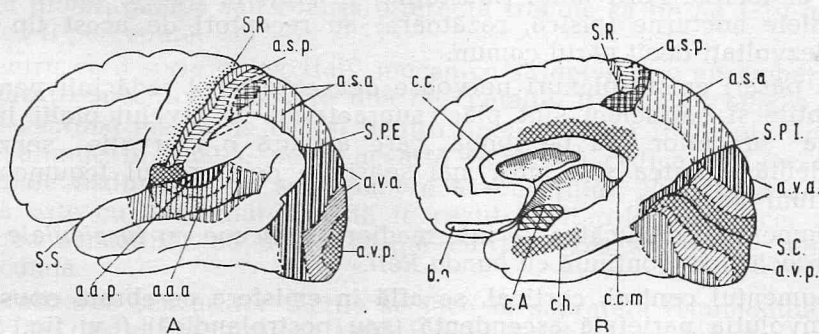


Fig. 51. Centrii corticale senzitive:

A — fața externă a emisferelor; B — fața internă a emisferelor; S.R. — scizura lui Rolando; S.S. — scizura lui Sylvius; S.P.E. — scizura perpendiculară externă; S.P.I. — scizura perpendiculară internă; S.C. — scizura calcarină; c.c. — corpul calos; a.s.p. — aria sensibilității musculocutanate primară și de asociație (a.s.a.); a.a.p. — aria auditivă primară și asociativă ((a.a.a.); a.v.p. — aria vizuală primară și asociativă (a.v.a.); b.o. — bulbul olfactiv; c.A. — cornul lui Amon; c.h. — circumvoluțiunea hipocampului; c.c.m. — circumvoluțiunea caloso-marginală.

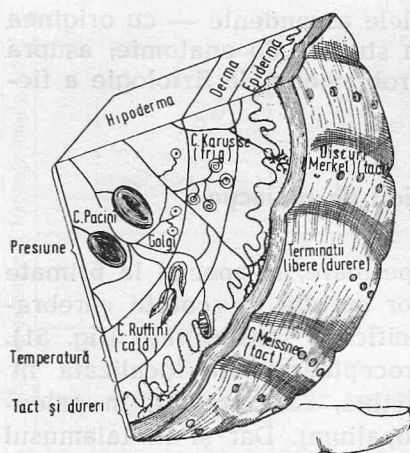


Fig. 52. Secțiune schematică a pielii degetelor cu situația diferitelor tipuri de exteroreceptori.

Pe lângă multiplele funcțiuni pe care le îndeplinește (antiinfecțioasă, de termoreglare, de excreție și osmoreglare, respiratoare), tegumentul reprezintă și o suprafață receptoare complexă, datorită prezenței în structura lui a terminațiilor nervoase libere printre celulele epidermei și a numeroșilor corpusculi senzitivi din dermă (fig. 52).

Datorită prezenței acestora, când se excită pielea cu excitanți ce au o acțiune limitată — punctiformă — se observă că unele regiuni dau senzații tactile, altele senzații de frig sau de cald și altele senzații dureroase. Există deci pe suprafața pielii omului puncte tactile, termice și dureroase, sensibile

fiecare la un excitant specific. Pielea este deci sediul receptorilor a trei sensibilități: a) *tactilă*, b) *termică*, c) *dureroasă*. Fiecărei sensibilități îi corespund elemente receptoare proprii, căi de conducere separate și arii corticale de proiecție distincte.

Sensibilitatea tactilă. Excitantul adecvat al analizorului tactil este deformarea tegumentului la contactul cu un factor din mediu.

Receptorul periferic al analizorului tactil este reprezentat de către: a) *discurile lui Merkel*, în epidermă, b) *corpusculii Meissner*, foarte numeroși în pielea degetelor mâinii, în mucoasa vârfului limbii și a buzelor; sînt dispuși mai ales în papilele dermice; c) *paniculul nervos al foliculilor piloși*. Mișcarea părului excită acești receptori, acționînd ca niște pîrghii. O suprafață rasă își pierde foarte mult din sensibilitatea ei tactilă. Perii lungi (mustățile) inserați în buzele unora dintre animalele nocturne (pisică, rozătoare) au receptori de acest tip mult mai dezvoltati decît părul comun.

La păsări există plexuri nervoase dense în jurul rădăcinii penelor; la reptile și batracieni sînt plăci supraetajate la nivelul pielii în regiunea urechilor sau pe limbă, care asigură o inervație senzitivă abundentă; acestea sînt mult mai sensibile decît restul tegumentului la acțiuni mecanice.

Segmentul conducător — intermediar — începe cu *fasciculele Goll și Burdach* și se continuă cu *banda Reil*.

Segmentul central, cortical, se află în emisfera cerebrală opusă, în circumvoluția parietală ascendentă (sau postrolandică) (v. fig. 51 și fig. 53).

Senzațiile tactile specifice sînt foarte diferite între ele. Totuși în complexul acesta distingem cîteva categorii: *senzații de tact* (de contact, de atingere), *senzații de presiune*, *senzații de gîdilare* și *senzații de mîncărim*.

Oricare ar fi natura senzațiilor tactile, ele se produc numai atunci cînd excitantul mecanic ce acționează este capabil să producă o deformare a tegumentului și prin acesta excitarea receptorilor: un fulg care este pus pe mîna nu provoacă senzația tactilă, pentru că greutatea lui nu e capabilă să producă deformarea tegumentului; la fel un țințar. Dacă însă fulgul este purtat peste perișorii pielii atunci el determină senzația tactilă specifică de gîdilat.

Dacă contactul tegumentului cu factorul excitant se face pe o suprafață mare, senzația tactilă apare și se localizează numai la marginea acestei suprafețe: cînd introducem mîna într-un vas cilindric cu mercur, simțim apăsarea acestuia numai la suprafața dintre mercur și aer, ca un inel în jurul brațului.

Sensibilitatea tactilă a diferitelor regiuni tegumentare este diferită și se poate exprima în două feluri: prin pragul de sensibilitate, în g/mm^2 măsurat după metoda lui von Frey; prin distanța minimă în mm pentru a percepe ca senzații distincte două contacte mecanice aplicate simultan cu ajutorul esteziometrului Weber; distanța este cu atît mai mică, cu cît sensibilitatea este mai mare.

Regiunile corpului cele mai sensibile au și un *prag diferențiat de intensitate* mai mic; el este de 1:400 la 1:30 pentru buze și frunte; pentru picior, gambă sau coapsă diferența trebuie să fie de 1:10 pentru a putea fi percepută.

Pentru ca o serie de excitații mecanice să determine un număr egal de senzații specifice, distincte una de cealaltă, trebuie să aibă o *frecvență maximă* medie de 500/s; pentru unele regiuni frecvența aceasta poate ajunge la 1000/s; peste această frecvență critică are loc fenomenul de fuziune — de suprapunere a senzațiilor. Frecvența aceasta critică este cu mult mai scăzută în cazul excitațiilor electrice; acum fuziunea senzațiilor se poate obține cu 130—150 șocuri de inducție pe secundă.

Localizarea senzațiilor tactile se face la suprafața tegumentului cu o precizie destul de mare (de 1 cm pentru antebrăț), în funcție de sensibilitatea tactilă a regiunilor și, mai ales, în funcție de experiență (cum este cazul orbilor).

Mecanoreceptori ultrasensibili. O subliniere specială trebuie făcută pentru o categorie de mecanoreceptori ultrasensibili. Este vorba despre *corpusculii Pacini* din mezenterul, pancreasul și pernțele picioa-

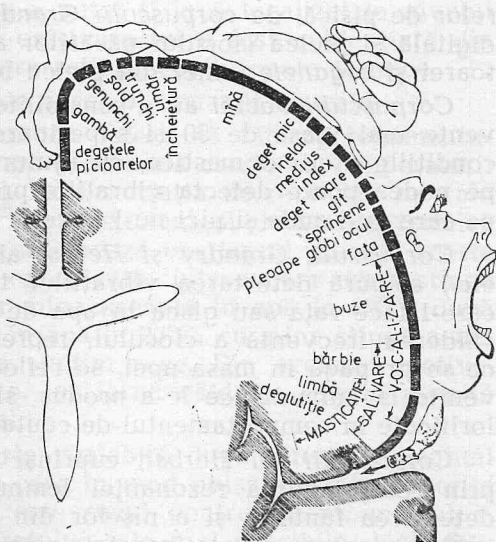


Fig. 53. Proiecția corticală, în parietala ascendentă, a sensibilității tactile, la om.

relor de pisică, de *corpusculii Grandry și Herbst* din membrana interdigitală și pielea ciocului păsărilor acvatice sau de pe limba ciocănitoarei și *organele Eimer* din pielea botului de la cîrțiță.

Corpusculii Pacini au o sensibilitate maximă către 400 c/s; la frecvențe mai joase de 50 și superioare la 600 c/s nu sînt sensibili. În condițiile vieții domestice, cu ajutorul acestor receptori pisica ce stă pe podea poate detecta vibrațiile provocate de mișcarea unui șoricel pe care nu-l aude și nici nu-l vede.

Corpusculii Grandry și Herbst ai păsărilor acvatice (rața, gîsca etc.) asigură detectarea vibrațiilor transmise prin apă; barbotajul pe care-l face rața sau gîsca în apa de la suprafață, prin deschiderea-închiderea frecventă a ciocului, reprezintă sursa unor trenuri de unde ce se propagă în masa apei, se reflectă de pe diferitele obiecte și, revenite la animalul ce le-a produs, sînt recepționate de acestea și valorificate în comportamentul de căutare a hranei.

Corpusculii lui Herbst, cuprinși în structura limbii ciocănitorei, prin recepționarea rezonanței lemnului lovit cu ciocul, fac posibilă detectarea fantelor și a nișelor din care apoi, tot cu limba, lungă și subțire, pasărea scoate insectele ascunse aici.

Organele lui Eimer din pielea ce acoperă vârful botului cîrțiței asigură detectarea prezenței rîmelor sau a unor insecte ce se deplasează în sol, la o oarecare distanță; de asemenea, ele ar putea reprezenta calea de intrare a unor unde vibratoare reflectate de sol și a căror sursă de producere ar fi reprezentată de înseși mișcările de săpat pe care le face animalul; aceasta ar fi o informare teletactilă prealabilă asupra stării solului în care urmează să-și sape galeria.

Cu siguranță că toate aceste categorii de informații teletactile sînt integrate la nivelul centrilor nervoși superiori cu alte informații senzoriale și, pe baza lor, se elaborează activitatea comportamentală adecvată a animalelor.

Sensibilitatea termică. Excitantul adecvat este starea termică a factorilor din mediu ce vin în contact cu tegumentul.

Receptorul periferic este reprezentat de către:

a) *Corpusculii Krause* (fig. 52) care sînt excitați de scăderea temperaturii tegumentului în urma contactului cu un factor „rece” din mediu; b) *corpusculii Ruffini*, care sînt excitați de creșterea temperaturii pielii la contactul cu factorii „calzi” din mediu.

Distribuția acestor receptori termici este foarte diferită: punctele de rece se pot stabili cu mult mai multă precizie decît cele de cald; ele sînt și mai numeroase: 250000 puncte de frig față de 30000 puncte de cald, pe toată suprafața corpului. Ele nu lipsesc nici în organele interne.

Ei sînt sensibili la variațiuni de temperatură de 0,001 la 0,004°C pe secundă. La șarpele cu clopoței „organele termice” sînt sensibile la variații termice de 0,001°C (o mîină de om este percepută termic la 30 cm de cap).

Segmentul intermediar — conducător, este reprezentat de către fasciculul spino-talamic lateral.

Segmentul central — cortical, n-a putut fi încă localizat la nivelul emisferelor cerebrale, cu toate că existența lui a fost evidențiată din momentul în care s-au putut elabora reflexe condiționate termice.

Senzațiile termice: a) senzații de rece, b) senzații de cald.

Toți factorii care prin contactul lor determină răcirea tegumentului dau senzația de rece, iar cei care determină creșterea temperaturii tegumentului dau senzația de cald. Deci senzația de rece sau de cald depinde de starea termică a factorului excitant și de starea termică a tegumentului în momentul când acționează excitantul. Lucrul acesta îl putem dovedi prin următoarea experiență: introducem mîna stîngă în apă la temperatura de 15°C, iar mîna dreaptă în apă la 30°C; după 5 minute introducem ambele mîini în apă la 23°C; cu mîna stîngă acum simțim cald, iar cu mîna dreaptă simțim rece. Din aceleași motive, apa de izvor ni se pare vara rece, iar iarna călduță; sau în pivniță vara ni se pare răcoare iar iarna cald.

Sensibilitatea termică este foarte variabilă după diferitele regiuni ale corpului: în general, regiunile care în mod obișnuit sînt acoperite cu haine sînt mai sensibile, cum este cazul pentru: piept, mamelon, abdomen; fața anterioară a antebrațului este mai sensibilă decît fața posterioară; nasul este mai sensibil decît obrazul. Mucoasele sînt puțin sensibile la căldură: mucoasa bucală suportă temperatura băuturilor calde care produc senzații neplăcute sau chiar dureroase cînd sînt aplicate asupra pielii.

Conjunctiva și partea periferică a corneei, precum și mucoasa genitală au o sensibilitate numai la frig, nu și la cald; încălzirea acestor suprafețe produce o senzație care devine net dureroasă dacă este intensă.

Esofagul, stomacul și rectul sînt sensibile la temperaturi extreme; celelalte organe și țesuturi profunde nu au o sensibilitate termică.

Se poate determina sensibilitatea pentru rece și pentru cald în două moduri: 1) Se pune pe suprafața explorată un tub prin care circulă apă la diferite temperaturi. 2) O metodă mai exactă constă în a iradia o suprafață determinată cu raze calorice și a măsura energia radiantă necesară pentru a apărea senzația termică.

Sensibilitatea față de variațiile termice este modificată de starea circulației cutanate; apoi CO₂ face să crească receptivitatea față de căldură; metanolul face receptorii de cald hipoexcitabili și pe cei de frig hiperexcitabili; după aplicarea sa, este suficientă răcirea produsă prin mișcarea aerului pentru a provoca o senzație rece-intens.

O răcire sau a încălzire prea intensă produce, la început, o senzație termică, urmată brusc de o senzație dureroasă.

Pragul diferențial de intensitate este minim pentru temperaturi cuprinse între 27 și 32°C; cînd pielea este foarte rece sau foarte caldă, nu putem aprecia decît variații de temperatură de mai multe grade.

Pragul diferențial de suprafață este de aproximativ 3 cm² pe pielea frunții, pentru senzația de cald.

Senzațiile termice sînt localizate la nivelul receptorilor cu o aproximație destul de mare.

Adaptarea analizorului este foarte marcată; de asemenea, încetăm foarte repede să simțim frigul sau căldura dacă temperaturile nu sînt extreme. Fenomenele de contrast sînt importante, așa cum arată experiența zilnică cînd trecem dintr-o atmosferă rece în una caldă sau invers. Senzațiile termice persistă un timp destul de lung: o monedă rece sau caldă pusă pe piele lasă o senzație care persistă cîteva momente.

Sensibilitatea dureroasă. Senzațiile dureroase — senzații specifice — se formează cu ajutorul analizorului propriu al sensibilității dureroase. Dar și orice „semnal” poate fi perceput sau nu ca „durere”. Aceasta înseamnă că toți receptorii pot să amită „mesaje” încărcate cu informația „durere”, cu condiția ca excitarea lor să întrecă un anumit „prag” de repetare sau de intensitate.

Receptorul periferic al sensibilității dureroase este reprezentat de către terminațiile nervoase libere amielinice, răspîndite în piele și în corneea (v. fig. 52).

În corionul pielii există un plexus nervos ale cărui ramuri formează un al doilea plexus, mai superficial, de fibre foarte subțiri amielinice și mielinice. Din acest plexus superficial pornesc fibre care își pierd teaca de mielină (pentru cele mielinice) și se ramifică liber sub și între straturile profunde ale epidermei. Analiza regiunilor cutanate sensibile numai la durere a arătat că ele nu conțin alte structuri nervoase decît plexusurile de fibre și terminațiile libere intraepidermice. În regiunile lipsite de terminații nervoase libere se poate înfige un ac fără să provoace durere.

Calea de conducere este reprezentată de către fasciculele spino-talamice ventrale; în parte și de către fasciculele Goll și Burdach.

Segmentul central al analizorului se admite a fi localizat la nivelul talamusului optic, dar el are o zonă de proiecție în scoarța cerebrală, ceea ce face posibilă formarea de reflexe condiționate la excitanți condiționați dureroși. Manifestarea durerii și fenomenele ce o însoțesc, modificarea tonusului vasomotor, a presiunii arteriale, a frecvenței cardiace și respiratoare, sudație, strigăte, mișcări, atestă că informațiile ajung de fapt la un complex de centre: talamus, sistem limbic, substanța reticulată a trunchiului cerebral, cortexul parietal și cortexul frontal.

Mecanismul excitației este dublu:

a) Receptorii pentru durere pot fi excitați direct de către diferiți excitanți (mecanici, chimici etc.). Tensiunea este una din excitațiile cele mai frecvente: de exemplu, cînd se trage un fir de păr, durerea este datorită tracțiunii exercitate asupra fibrelor nervoase; durerea pulsatilă (zvicniturele dureroase pe care le simțim la un furuncul, la o tăiere sau o rană) este datorită distensiunii nervilor produsă la fiecare sistolă de către unda sanguină.

b) Terminațiile nervoase receptoare mai pot fi excitate și de către un factor chimic, eliberat de celulele traumatizate. În acest fenomen au fost implicate kininele plasmatiche: monopeptidul bradikinină și decapeptidul kalidină.

Sensibilitatea dureroasă este maximă la nivelul tegumentului, dar aceasta nu reprezintă singura suprafață sensibilă de durere, pentru că multe alte țesuturi o manifestă.

Durerea poate să fie provocată de un număr foarte variat de factori: mecanici, termici, electrici, chimici etc., fără a putea diferenția în complexul acestora unul sau mai mulți excitanți adecvați. Toți devin excitanți dureroși din momentul în care intensitatea lor este suficientă pentru ca să determine excitarea receptorilor de durere.

Pragul sensibilității dureroase se poate exprima în funcție de factorul excitant, prin energia acestuia capabilă să determine senzația specifică de durere: forța unei pișcături, concentrația unei substanțe caustice, energia unei surse de căldură etc.

Pragul sensibilității dureroase, în aceleași condiții, este foarte constant la același individ. Indivizii tineri sînt mai sensibili decît cei bătrîni; femeile sînt mai sensibile decît bărbații, dar suportă mai ușor durerea.

Factorii psihici au o foarte mare influență asupra sensibilității dureroase: sub acțiunea acestora (sugestie, autosugestie, hipnoză) pragul sensibilității poate crește așa de mult încît poate deveni complet nedureroasă o acțiune care distruge chiar țesuturile. De asemenea, factorii psihici pot mări sensibilitatea dureroasă.

Durata senzațiilor dureroase este foarte variabilă, în primul rînd în funcție de cauza care a determinat apariția lor, așa cum se vede în figura 54.

După calitatea lor, *senzațiile de durere* pot fi grupate în: *superficiale și profunde*.

Durerea superficială se simte în urma excitării tegumentului și mucoaselor bucală și anală; se resimte ca un fel de înțepătură dacă este de scurtă durată și ca o arsură dacă este prelungită. Ea provoacă reacții de apărare și o stare de hiperactivitate musculară. Tot acum, în sfera vegetativă apar semnele unei excitații simpatice și anume: creșterea pulsului și a presiunii sîngelui, mărirea pupilei ș.a.

Durerea profundă ia naștere în țesuturile profunde, atît somatice (mușchi, periost, articulații), cît și viscerale. Ea este mai difuză decît durerea superficială: în general, nu este însoțită de reacții de apărare și de contracții musculare localizate ori de reacții viscerale colinergice și parasimpatice: bradicardie, hipotensiune, secreție de sudoare, amețeli, vărsături.

Conjunctiva și corneea, mucoasele nazală și genitală, au o sensibilitate dureroasă de tip profund, chiar o hipersensibilitate.

Localizarea durerii superficiale dată de tegument și de mucoasele bucală și

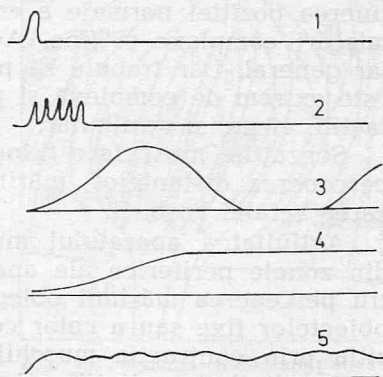


Fig. 54. Relația dintre durata senzației și natura excitației:

1 - pișcătură; 2 - dureri repetate, acute; 3 - colice intestinale; 4 - angină pectorală; 5 - durere continuă.

anală se poate face cu destul de mare precizie. Pe mână eroarea comisă este mai mică de 1 cm; pe mucoasele care au sensibilitate dureroasă de tip profund, localizarea este mai puțin precisă.

Țesutul celular subcutanat, aponevrozele superficiale, tendoanele, periostul și articulațiile situate aproape de suprafață, prezintă o localizare aproape tot așa de precisă ca și a regiunilor tegumentare corespunzătoare.

Sensibilitatea dureroasă profundă se localizează cu mare aproximație.

2.3.3.5. Sensibilitatea profundă

Schimbările în compoziția mediului intern și în starea funcțională a organelor interne reprezintă un complex de excitații care sînt recepționate de numeroasele cîmpuri receptoare: preso- și chemoreceptorii vaselor de sînge, receptorii organelor viscerale (visceroreceptorii), receptorii musculari, scheletici (proprioceptorii).

Sensibilitatea motoare. *Receptorul periferic* al analizorului motor este reprezentat de către fusurile neuromusculare, neurotendinoase Golgi și de către receptorii aponevrozelor și ai suprafețelor articulare sau cum se mai numește: *aparatură receptor musculo-articular*. Aceștia se proiectează în scoarța emisferelor cerebrale în zona de proiecție a sensibilității musculare — în lobul parietal — care este deci *segmentul central* al analizorului motor; *calea conducătoare* este reprezentată de către fasciculele ascendente spino-cerebeloase și ale lui Goll și Burdach, primele reprezentînd calea sensibilității proprioceptoare inconștientă, iar ultimele calea sensibilității proprioceptoare conștientă.

Excitantul specific este schimbarea tonusului interior al mușchilor și tendoanelor din timpul contracției și relaxării acestora, cu ocazia mișcării membrilor, trunchiului și capului. Aceste excitații dau posibilitatea centrilor nervoși motori și scoarței cerebrale să regleze menținerea poziției normale a corpului în spațiu și executarea diferitelor mișcări complexe și fine. Aceste excitații întrețin și tonusul muscular general. Dar trebuie să precizăm că funcțiunea analizorului motor este extrem de complexă și precisă datorită și participării analizorilor tactili, vizual și vestibular.

Senzațiile musculare (kinestezice) joacă un rol foarte important în perceperea distanțelor, mărimii obiectelor și mișcării lor și în realizarea actului vorbirii.

Activitatea aparatului muscular al ochiului, care reprezintă una din zonele periferice ale analizorului motor, este indispensabilă pentru perceperea mărimii obiectelor și a mișcării lor: în cursul privirii obiectelor fixe sau a celor ce se mișcă, globii oculari își schimbă poziția prin contracția mușchilor; acum proprioceptorii acestor mușchi sînt excitați și excitațiile ajunse în segmentul cortical sînt asociate cu acelea ale analizorului vizual (date de mărimea imaginii pe retină sau de mișcarea acestora în urma mișcării obiectului privit) și cu cele tactile și dau senzația complexă despre mărimea sau mișcarea obiectelor privite.

În cursul învățării vorbirii la om, în cursul contracției și relaxării mușchilor aparatului fonator, proprioceptorii acestora sînt excitați, excitațiile sînt asociate la nivelul scoarței cu cele auditive și vizuale și fac posibilă învățarea și rostirea cuvintelor.

Sensibilitatea viscerală. Dintre diferitele forme ale sensibilității viscerale amintim: sensibilitatea cardio-vasculară (dată de zonele reflexogene: cardio-aortică și sino-carotidiene sau de fibrele senzitive ale plexului nervos cardiac), sensibilitatea pulmonară și pleurală sau aceea a tractului gastrointestinal, care toate asigură realizarea reacțiilor de integrare corticală a acestor regiuni.

2.3.3.6. Sensibilitatea gustativă

Senzațiile gustative apar la om și la animale, în general, în urma contactului chimic nemijlocit al substanțelor alimentare cu receptorii gustativi din cavitatea bucală. De obicei, la om, senzațiile acestea nu sînt pur gustative, ci sînt senzații complexe prin mijlocirea cărora luăm cunoștință nu numai de gustul alimentelor, ci și de consistența, mărimea și temperatura lor. Aceasta pentru că în cavitatea bucală se află, pe lângă receptorii gustativi, și receptori tactili și termici.

Receptorul periferic este reprezentat de către mugurii gustativi (fig. 55) răspîndiți atît în mucoasa care căptușește cavitatea bucală și în parte cea faringiană, cît și pe limbă. În afară de papilele caliciforme și fungiforme, mugurii gustativi se mai află în mucoasa din regiunea vălului palatin, în urma foselor nazale și pe epiglotă.

Apar la om, în cursul celei de a treia luni de viață intrauterină, la adult numărul lor scade cu vîrsta, dispărînd mai întîi înspre baza limbii și apoi înspre vîrf. Din această cauză și sensibilitatea gustativă scade și ea peste o anumită vîrstă.

Segmentul intermediar — conducător — al excitațiilor gustative este format din nervii gustativi: 1) *lingualul*, ramură a facialului, pentru partea anterioară a limbii, 2) *glosfaringianul*, pentru partea mijlocie și posterioară a limbii, 3) *pneumogastricul* (ramura laringiană), pentru rădăcina limbii și pentru epiglotă.

Dintre cei trei nervi gustativi amintiți mai sus, cel care joacă rolul principal este glosfaringianul; după secționarea lui are loc o degenerare a mugurilor gustativi, lucru care nu se petrece după secționarea lingualului sau a pneumogastricului.

Segmentul central al analizorului gustativ se află localizat în scoarță la baza circumvoluției postrolandice, în parte și la baza circumvoluției prerolandice, acolo

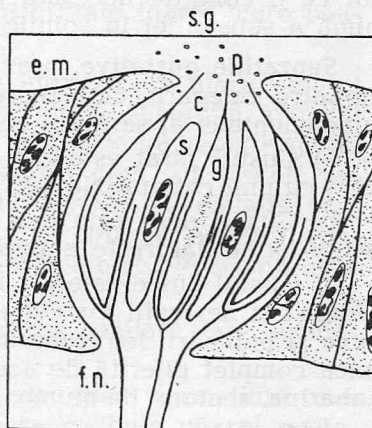


Fig. 55. Schema mult simplificată a unui mugure gustativ:

e.m. — epiteliul mucoasei; *g* — celule gustative; *s* — celule de susținere; *c* — cilii celulelor gustative; *p* — porul mugurelui gustativ; *s.g.* — substanța solvată; *f.n.* — fibre nervoase senzitive ce fac sinapsă cu celulele gustative.

unde se proiectează și sensibilitatea limbii și motricitatea ei (v. fig. 51). Localizarea gustativă în această zonă corticală se sprijină pe multe dovezi, dintre care amintim: a) nucleii talamusului, a căror leziune produce alterații ale sensibilității gustative, au fibre de proiecție care se termină în scoarța parietală, în aceeași regiune în care se proiectează și sensibilitatea feței; b) la indivizii care prezentau răni ale lobului parietal și ale regiunilor învecinate s-au observat simultan: tulburări ale auzului, o hipoestezie a feței, tulburări ale actului de masticatie și tulburări gustative în jumătatea opusă a limbii; c) excitarea electrică a zonei corticale indicată mai sus, produce halucinații gustative. Zona senzorială gustativă este localizată în scoarța în apropierea zonei moarte a masticatiei și a deglutiției.

Sensibilitatea gustativă. Pentru ca o substanță să excite receptorul gustativ trebuie să fie ori în soluție de o anumită concentrație, ori să se solve în salivă în cantitate suficientă. Sub formă solvată ea poate veni în contact direct cu prelungirile filiforme ale celulelor gustative unde se află receptorii specifici, capabili să „recunoască” și să adsoarbă selectiv la suprafața lor moleculele chimice purtătoare de mesaje informaționale gustative (fig. 55) și să provoace astfel excitarea acestora. Potențialul receptor care ia naștere determină prin mecanismul transmisiei sinaptice apariția potențialului generator și apoi a potențialului de acțiune propagat — influxul nervos — în neuronul senzitiv al receptorului. Astfel, mesajul informațional chimic al factorilor excitanți este tradus și codificat sub forma influxului nervos gustativ care este condus și prelucrat în segmentul cortical, unde se formează senzațiile specifice, gustative. Substanțele alimentare îndeplinesc toate aceste condiții și una din caracteristicile lor principale este tocmai gustul. Substanțele insolubile sînt fără gust — insipide. De asemenea, tot ca o condiție necesară producerii excitației este concentrația minimă a substanței în soluție și un timp minim de acțiune.

Senzațiile gustative, provocate de diferitele substanțe, se pot grupa în patru categorii, care reprezintă în același timp și cele patru gusturi fundamentale: a) sărat, b) acru, c) dulce, d) amar.

a) Gustul sărat este dat de sărurile halogenilor (anionii Cl^- , I^- , Br^-) cu unii cationi (Na^+ , Li^+ , K^+ , Rb^+).

b) Gustul acru este dat de toate substanțele acide (acizi și săruri acide) și se datorește acțiunilor ionilor de hidrogen (H^+).

c) Gustul dulce este produs, în general, de către alcoolii di- și poliatomici și derivații lor cetonici și aldehidici și în special de către hexoze și polimerii lor (zaharurile), dar și alte substanțe cu structură chimică complet diferită de acestea au gust dulce. Așa sînt: cloroformul, zaharina, acetatul de plumb.

d) Gustul amar este dat mai ales de către alcaloizi (morfină, chinină, nicotină, cocaină), dar mai poate fi provocat de glucosizi (elaterină, emulsină etc.), de cationi cu greutate moleculară mare (Mg și Ca), de acidul picric și eterul etilic.

Un mugure gustativ se pare că este excitat exclusiv de către substanțele dintr-un singur grup; el dă deci întotdeauna o singură senza-

ție gustativă. Dar pe aceeași papilă linguală se pot găsi muguri gustativi ce corespund la două sau chiar trei gusturi.

De asemenea, se constată că mugurii gustativi care corespund diferitelor gusturi au o repartitie zonală pe suprafața limbii, constituind ceea ce se cunoaște sub denumirea de „*ariile gustative*” ale limbii (fig. 56). Ele se pot determina cu ușurință după tehnicile de lucrări practice.

În afară de substanțele chimice — pe care le putem considera ca excitanți adecvați — senzațiile gustative mai pot apărea și atunci când se face excitarea electrică a limbii; când anodul este aplicat pe limbă, iar catodul este aplicat pe o altă regiune a corpului, se obține senzația de acru; când catodul este pe limbă, iar anodul pe o regiune indiferentă, se obține un gust alcalin (leșios).

În cazul sensibilității gustative, *fenomenele de contrast* sînt destul de accentuate: apa distilată este insipidă, dar provoacă un gust dulceag când este introdusă în gură imediat după o soluție tare acru. Zahărul și zaharina ridică pragul pentru acru și-l coboară pe cel pentru amar. În prezența zahărului sensibilitatea pentru sărat crește.

Sensibilitatea gustativă este diferită de la un individ la altul; în general, la bărbați este mai mică decît la femei; la bătrîni, mult mai redusă decît la adulți. Unele persoane nu pot simți nici un gust (ageuzie); unele nu percep un anumit gust fundamental; unii simt gustul dulce al unei soluții de zaharoză 0,41%, pe cînd alții nu simt nici concentrația de 10%. În schimb unii oameni au o sensibilitate foarte mare pentru unele gusturi: așa sînt gustătorii de vin.

Sensibilitatea gustativă la alte grupe de animale. În afara omului și a mamiferelor, care în general au o sensibilitate gustativă mare și la celelalte grupe de vertebrate terestre se pot observa reacții specifice asemănătoare acelor de la mamifere, atunci cînd substanțele sapide pătrund în cavitatea lor bucală. Cu alte cuvinte și celelalte grupe de vertebrate terestre au capacitatea de a recepționa „gustul” substanțelor. Aceasta datorită faptului că și la unele dintre ele se întîlnesc muguri gustativi.

La batracieni s-au descris pe limbă formațiuni papilare care au muguri gustativi.

La reptile, pe limba bifurcată a șerpilor, s-au găsit formațiuni asemănătoare cu papilele caliciforme, cărora li se atribuie un rol gustativ; în general însă, la reptile sensibilitatea gustativă este foarte slabă și aceasta trebuie pusă în legătură cu faptul că în majoritate ele înghit prada întreagă.

La păsări, de asemenea numai cele care sfîșie hrana, cele carnivore, au formațiuni gustative; cele granivore nu au astfel de forma-

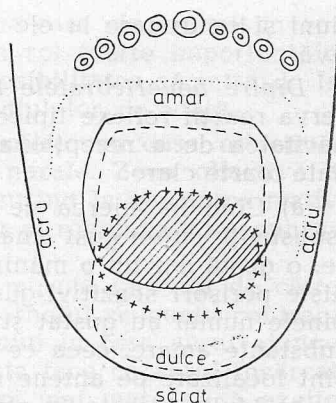


Fig. 56. Ariile gustative la suprafața limbii. Perimetrul hășurat este insensibil.

țiuni și ca urmare la ele nu putem vorbi despre o sensibilitate gustativă.

Dintre nevertebratele terestre, în special la insecte s-au putut observa reacții reflexe tipice care evidențiază faptul că și acestea au capacitatea de a recepționa gustul substanțelor alimentare. Iată câteva date foarte clare:

a) Când în mierea de albine se amestecă chinină, morfină, alaun (substanțe cu un gust amar și fără miros), albinele vin la vasul cu miere, o gustă dar nu o mănâncă. S-a crezut că la baza antenelor ar exista niște perișori senzitivi-gustativi, dar și după secționarea antenelor albinele numai au gustat și n-au mâncat din mierea cu chinină sau alte substanțe amare, ceea ce arată că *elementele receptoare gustative* nu sînt localizate pe antene ci la nivelul armăturii lor bucale.

b) Multe insecte, în afara albinelor, sînt avide de dulciuri; așa, muștele și în special furnicile sug lichidele dulci din unele plante sau din puricii unor plante.

c) *Fluturii* au o sensibilitate gustativă foarte marcantă, care se localizează la nivelul segmentului tarsian al *picioarelor* lor. Dacă se introduce tarsul într-o soluție de zahăr, se observă întotdeauna actul reflex de extensie al trompei, organul cu ajutorul căruia în mod normal fluturii iau nectarul bogat în zahăr, secretat de către nectariile (nectarinele) florilor. La unii fluturi extensia trompei se observă și la contactul tarsului cu o soluție de zahăr N/10—N/100; după o perioadă de inaniție, extensia este posibilă și pentru o soluție N/12800, adică de 10 ori mai diluată decît soluția prag pentru limba omului; la anumite specii, chiar și o soluție N/120400 determină reflexul de extensie al trompei. Dar la toți acești fluturi se poate inhiba extensia trompei, dacă la soluția de zahăr se adaugă urme de chinină 1/32000.

Rolul fiziologic al sensibilității gustative este însemnat mai ales pentru realizarea actelor digestive. În primul rînd, joacă un rol regulator în ingestia alimentelor. Experiența individuală dă posibilitatea să se recunoască substanțele nutritive de cele nealimentare sau chiar nocive. Și la mamifere putem vorbi de o astfel de experiență învățată în cursul vieții; vitele nu mănîncă anumite plante amare (pelinul, laptele cîinelui etc.), pe care „le cunosc” după miros sau după culoare, formă etc.; șobolanii preferă apei distilate soluții de zahăr, de electroliți, dacă ele nu sînt prea concentrate (8% de zaharoză și 10% de maltoză); ei refuză soluțiile fără valoare nutritivă sau toxice ca acelea de sublimat (HgCl_2) sau oxid arsenios. Când au de ales între alcool și apă, ei aleg pe primul numai în concentrație de 1—6%.

În al doilea rînd, excitarea receptorilor gustativi declanșează mecanismele reflexe necondiționate de secreție a sucurilor digestive și motricitate gastrointestinală.

2.3.3.7. Sensibilitatea olfactivă

Simțul olfactiv sau simțul mirosului se mai numește și simțul chimic la distanță, pentru că el nu este valorificat direct prin contactul cu substanțele chimice mirositoare, ci la distanță, prin intermediul parti-

culelor mici sau mari (vapori sau suspensii) pe care ele le emit în aerul respirator. Din această cauză el joacă un rol foarte important în viața omului și a animalelor, dînd acestora posibilitatea să intre de la distanță în relații strînse și complexe cu mediul lor de viață.

Receptorul periferic este reprezentat de către mucoasa olfactivă, o parte a mucoasei ce căpтуșește cavitățile nazale. Zona olfactivă a mucoasei nazale este destul de restrînsă, măsurînd la om aproximativ 250 mm² și nu acoperă decît cornetul superior și regiunea corespunzătoare a septului nazal.

Cornetul mijlociu conține în structura sa mușchi inervați de către nervi simpatici. Sub acțiunea acestor nervi cornetul se poate contracta, determinînd prin aceasta îngustarea spațiului în care aerul ajunge la foșeta olfactivă (la meatul superior); aceasta face ca aerul încărcat cu particule mirositoare să pătrundă cu viteză mai mare și să excite celulele olfactive (fig. 57). Din practica noastră a oamenilor și din observațiile asupra animalelor se știe că adulmecatul mărește capacitatea de a simți și de a recunoaște mirosurile care uneori sînt foarte slabe.

Examenul histologic al mucoasei olfactive arată că în structura acesteia distingem trei categorii de celule (fig. 58).

Celulele olfactive — neuroni — au o prelungire distală — un dendrit gros — care străbate printre celulele de susținere și se termină cu un smoc de 5—8 ramificații (fig. 59). Prelungirea centrală — axonul acestuia — străbate mucoasa și lama ciuruită a etmoidului, pătrunzînd în bulbul olfactiv unde face sinapsă cu dendritele celulelor mitrale la nivelul *glomerulului olfactiv*.

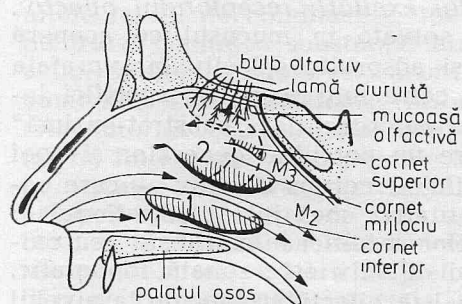


Fig. 57. Ajungerea aerului inspirat în contact cu mucoasa olfactivă:

M₁—M₃ — cele trei meaturi; 1 — cornet inferior; 2 — c. mijlociu

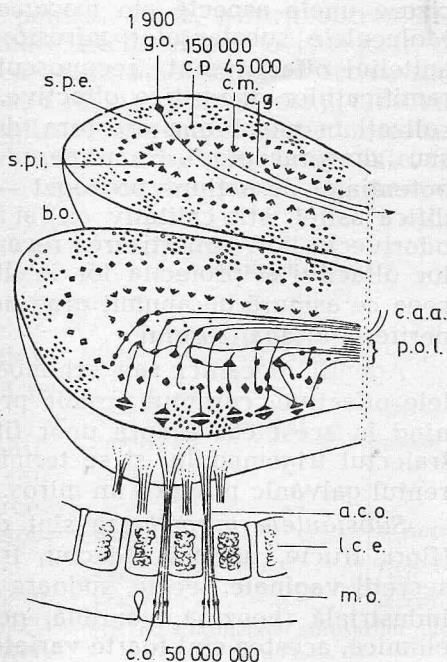


Fig. 58. Schema structurii receptorului olfactiv la iepure:

b.o. — bulbi olfactivi; c.o. — celule olfactive; m.o. — mucoasa olfactivă; l.c.e. — lama ciuruită a etmoidului; a.c.o. — axonii celulelor olfactive; g.o. — glomeruli olfactivi; c.m. — celule mitrale; c.p. — celule polimorfe; s.p.e. — strat polimorf extern; s.p.i. — strat polimorf intern; t.ol. — tractul olfactiv; c.g. — celule gliale; c.a.a. — fibre ce asigură interconexiunile bulbilor olfactivi.

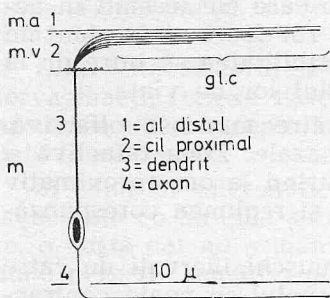


Fig. 59. Un neuron olfactiv de iepure:

m — epiteliul mucoasei; m.a.—m.v. — stratul de mucus în care se află cili olfactivi; g.l.c. — zona receptoare a ciliilor olfactivi

Segmentul intermediar are un aspect structural cu totul particular; primul neuron conducător este chiar celula receptoare, al cărei axon reprezintă originea nervului olfactiv; al doilea neuron este reprezentat de către celulele mitrale din bulbul olfactiv al căror axon formează tractul olfactiv — *bandelele olfactive* — care conduc la nucleii creierului olfactiv.

Segmentul cortical al analizorului este localizat în paleocortexul emisferelor cerebrale, ariile piriforme, uncus, girusul hipocampului și girusul cingulat. (v. fig. 51).

Cum funcționează analizorul olfactiv. Pentru ca aparatul olfactiv să fie excitat trebuie ca aerul încărcat cu particule în suspensie din substanța mirositoare să vină

în contact cu mucoasa olfactivă.

Particulele mirositoare — *odorivectori* — difuzează destul de greu în aer, dar în momentul în care primele dintre ele excită mucoasa olfactivă, se determină în mod reflex o inspirație bruscă și scurtă (sau mai multe astfel de mișcări), adesea însoțite de o mișcare de extensie a capului prin care se asigură pătrunderea aerului în foseta olfactivă. Direcționarea curentului de aer odorant înspre mucoasa olfactivă este asigurată și prin mișcări adecvate ale narinelor.

Înregistrarea electro-olfactogramelor a dat posibilitatea să se precizeze unele aspecte ale *mecanismului excitării receptorului olfactiv*. Moleculele substanțelor mirositoare solvate în mucusul ce acoperă epiteliul olfactiv sînt „recunoscute” și adsorbite selectiv la suprafața ramificațiilor dendritice olfactive, de către unii receptori specifici localizați în membrana acestora, după tipul reacțiilor „substrat-enzimă” sau „drog-receptor”. Ca urmare, apare un potențial generator și apoi potențialul de acțiune propagat — influxul nervos olfactiv — care codifică astfel, atît calitativ cît și cantitativ, mesajul informațional al odorivectorilor. Repartizarea receptorilor specifici în cuprinsul neuronilor olfactivi și proiecția lor în bulbul olfactiv este zonată topografic, ceea ce asigură un anumit grad de analiză olfactivă chiar de la nivelul periferic al analizorului.

Agenții mecanici sau schimbările de temperatură nu excită celulele olfactive; curentul faradic produce o senzație de durere, el acționînd în acest caz asupra unor fibre nervoase amielinice, care vin pe traiectul trigemenului și se termină la nivelul epiteliului olfactiv; curentul galvanic produce un miros.

Substanțele mirositoare sînt de origine foarte diferită: vegetală (flori, fructe, tulpini, rădăcini, frunze, scoarță etc.), animală (mosc, secreții vaginale, fecale, sudoare etc.), minerală (iod, clor), chimică — industrială (benzină, vanilină, geraniol, parfumuri etc.). Ca structură chimică, acestea sînt foarte variate.

Senzațiile olfactive — mirosurile — sînt distincte unele de altele și nu întotdeauna putem stabili o legătură între natura lor și structura chimică a substanțelor; de multe ori substanțe foarte apropiate din punct de vedere chimic provoacă senzații cu totul diferite și, din contră, substanțe diferite din punct de vedere chimic dau senzații apropiate sau chiar asemănătoare.

S-au făcut mai multe tipuri de clasificări ale senzațiilor olfactive (ale mirosurilor) dintre care amintim pe cea a lui Zwaardemacker și cea a lui Henning.

Zwaardemacker împarte mirosurile în două grupe mari: mirosuri pure — olfactive și mirosuri mixte.

Cele dintii apar în urma excitării numai a celulelor olfactive, celelalte apar în urma excitării celulelor olfactive și a terminațiilor nervului trigemen din mucoasa olfactivă: acestea sînt mirosurile înțepătoare (de oțet, de acid clorhidric, de amoniac) și cele usturătoare — de ceapă, de usturoi, de ridichi etc.

Clasificarea făcută de Henning poate fi prezentată schematic ca în figura 60.

Una și aceeași substanță poate da senzații de miros diferite după concentrația ei; așa, de exemplu alcoolul amilic în diluție de 1/10 000 000 dă un miros de benzină, iar în diluție de 1/20000 dă un miros de camfor; ionona în diluție mare dă miros de violete, iar în soluții concentrate dă un miros de lemn de cedru; scatolul în diluție mare dă un miros de flori, iar concentrat dă un miros de fecale.

În conformitate cu această clasificare ar exista celule olfactive sensibile numai la unul din mirosurile fundamentale (cele de la colțurile prisme; v. fig. 60): unele la mirosul de flori, altele la cel de fructe, altele la cel de condimente, tot așa pentru rășine, pentru putrefacție, pentru ars; cînd o substanță mirositoare excită numai o categorie de astfel de celule olfactive, ea provoacă apariția senzației olfactive fundamentale corespunzătoare (iasomie sau rășină de brad etc.); cînd excită puternic celulele olfactive specializate în recepționarea mirosurilor de flori și mai slab pe cele sensibile la mirosul de condimente, dă o senzație olfactivă intermediară, ce se găsește clasată pe muchia prisme între mirosul de flori și cel de condimente. După această teorie mecanismul intim al excitării celulelor olfactive ar fi asemănător aceluia al excitării celulelor gustative sau a celor vizuale — un mecanism biochimic complex.

Pragul de excitație se poate stabili în două moduri:

a) Se determină cea mai mică cantitate dintr-o substanță odorantă care solvatată în 1 dm³ de aer poate fi net percepută atunci cînd aerul acesta este inspirat (mirosit).

b) Un al doilea mod de a stabili sensibilitatea olfactivă este *odorimetria*, cu ajutorul *olfactometrului* Zwaardemacker.

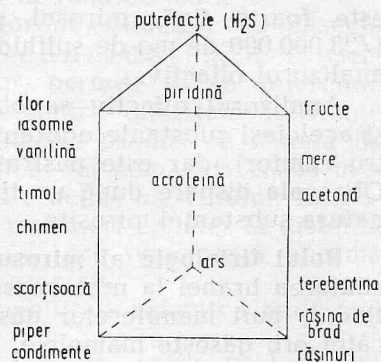


Fig. 60. Clasificarea mirosurilor după Henning.

Sensibilitatea olfactivă este foarte variabilă de la un individ la altul și chiar la același individ de la un moment la altul; înaintea meselor, în general, mirosul este mai „ascuțit” decât după masă. Capacitatea odorantă se dezvoltă printr-un exercițiu sistematic, putînd atinge un nivel foarte ridicat, cum este cazul „mirositorilor de parfumuri”. În funcție de sex, se admite că sensibilitatea olfactivă este mai mare la bărbați decât la femei (la acestea, în cursul sarcinii sensibilitatea crește); la copii, mirosul devine din ce în ce mai fin, pe cînd la bătrîni diminuează.

Diferitele specii de mamifere au sensibilitatea olfactivă foarte diferită: unele — cum sînt animalele de pradă sau căprioara — au un simț al mirosului extrem de dezvoltat. Este suficient să amintim cum ciinele recunoaște urma stăpînului lui sau a vînatului după miros. Toate animalele care prezintă o sensibilitate olfactivă extrem de ridicată au fost numite și *macrosmatice*. În opoziție cu acestea sînt *microsmaticele*; în această grupă s-ar putea cuprinde și omul. Mamiferele acvatice sînt *anosmatice* — lipsite de miros.

Macrosmia și *microsmia* se reflectă și în structura analizorului olfactiv: aria receptoare la om este foarte restrînsă — cam de 250—400 mm², iar la căprioară ea este de vrea 30—40 de ori mai mare; de asemenea există deosebiri și în ceea ce privește raportul dintre celulele olfactive și celulele mitrale.

Cîteva caracteristici ale senzațiilor olfactive. Timpul de reacție necesar apariției senzațiilor olfactive este cu mult mai lung decât pentru ceilalți analizori. Iată valorile stabilite de autori:

pentru senzațiile auditive	timp de reacție	= 0,12—0,15 s
pentru senzațiile tactile	timp de reacție	= 0,12—0,15 s
pentru senzațiile termice de frig	timp de reacție	= 0,15—0,17 s
pentru senzațiile termice de cald	timp de reacție	= 0,18—0,18 s
pentru senzațiile luminoase	timp de reacție	= 0,20 s
pentru senzațiile gustative	timp de reacție	= 0,40—0,20 s
pentru senzațiile olfactive	timp de reacție	= 0,50 s
pentru senzațiile dureroase	timp de reacție	= 0,90 s

Cu toate că timpul acesta este destul de mare și analiza olfactivă este foarte fină, mirosul este foarte ascuțit dacă ne gîndim că 1/23 000 000 de mg de sulfhidrat de etil într-un cm³ de aer poate excita analizorul olfactiv.

Analizorul olfactiv se *obosește* foarte repede sub acțiunea uneia și aceleiași substanțe odorante (2 minute pentru vanilie, 5 minute pentru camfor), dar este păstrată sensibilitatea pentru celelalte mirosuri. Oboseala dispăre după un timp mai scurt sau mai lung, în funcție de natura substanței mirosite.

Rolul fiziologic al mirosului. Mirosul joacă un rol fundamental în căutarea hranei la numeroase specii de animale nu numai adulte ci și tinere; puii mamiferelor găsesc mamelele după mirosul de lapte; un cățel orb găsește mamelele, dar unul mai mare cu ochii deschiși, însă cu nasul distrus, moare de foame lîngă mamelele mamei. Puii de pisică în primele 5 zile — cînd ochii încă nu sînt deschiși — găsesc ma-

melele tot cu ajutorul mirosului. Pisica, câinele etc. își găsesc hrana după miros.

La om, simțul mirosului nu joacă un rol atât de important în căutarea hranei, dar are un rol digestiv extrem de important — ca și la mamifere, de altfel; mirosul alimentelor declanșează secrețiile de sucuri digestive salivar, gastric, pancreatic etc., precum și motricitatea tractului gastrointestinal. Mirosul ajută și la controlul alimentelor și al aerului respirat.

De asemenea mirosul joacă un rol important în declanșarea reflexelor sexuale și la multe specii, în declanșarea unor reacții reflexe de apărare.

Sensibilitatea olfactivă la alte grupe de animale. Și la celelalte grupe de vertebrate, în afara mamiferelor, s-au înregistrat reacții, comportamente specifice, care să evidențieze capacitatea lor de a recepționa mirosul substanțelor.

La batracieni mucoasa care captușește cavitățile nazale are și o funcție olfactivă; ea poate fi excitată de substanțele mirositoare ce difuzează în aer sau sînt solvate în apă; astfel, tritonul pus într-un acvariu în care se picură suc de carne, se îndreaptă destul de repede înspre locul cu suc; dacă este scos din apă și se picură același suc pe teren, tritonul se îndreaptă imediat spre picătura de suc; se crede de asemenea că găsirea sexelor s-ar face tot după miros.

La reptile, în general, simțul olfactiv este foarte dezvoltat; șerpii găsesc cuiburile cu ouă ale păsărilor după miros.

La păsări sensibilitatea olfactivă este foarte slabă.

Dintre *nevertebratele terestre*, la *insecte* simțul mirosului este bine dezvoltat. Elementele receptoare, sensibile la acțiunea substanțelor odorante, sînt reprezentate de către numeroși perișori de forme diferite și de către plăcile perforate, ambele formațiuni localizate pe antene. Ele sînt legate de ganglionii cerebroizi prin axonii celulelor olfactive. Numărul perișorilor olfactivi este diferit după specie și, în cadrul aceleiași specii, după sex. În strînsă dependență de aceasta și mirosul lor este diferit. La trîntorii albinelor, cu un miros foarte dezvoltat, numărul perișorilor este de pînă la 37000; la albinele lucrătoare numai 24000 de perișori; iar la matcă pînă la 1500 perișori.

Explorarea electrofiziologică a receptorilor olfactivi la insecte (Bristel și Coraboeuf în Franța, Schneider în R. F. Germania), înregistrarea electroantenogramelor, permite să se determine și să se compare pragurile de eficacitate pentru diferitele substanțe active naturale — *feromonii*. Astfel, *bombicolul* produs de femela de *Bombyx mori* este cel mai activ; este suficient un număr de 15000 molecule ca să determine semnele recepției și reacției masculului. Descoperirea, izolarea și studiul acțiunii acestor mesageri chimici la distanță care sînt *feromonii* — atractanții sexuali — are importanță enormă pentru combaterea biologică a dăunătorilor animali.

În general masculii insectelor au o sensibilitate olfactivă mult mai mare decît femelele.

Iată o serie de experiențe făcute în special de către Fabre, în legătură cu mirosul insectelor:

a) Într-o cameră cu ferestre deschise — în mijlocul unui oraş — s-au ținut în cușcă de sîrmă mai multe femele ale fluturului *Saturnia piri*. În cursul maturității genitale s-a observat cum în jurul cuștii se adună mulți masculi (și nici o femelă) de *Saturnia*. Explicația: femela matură secretă o substanță mirositoare care se răspîndește în aer și, fiind recepționată de către masculi, determină adunarea acestora de la distanță de 5—10 km.

b) Într-un furnicar de furnici *Lasius* se introduc furnici *Formica* și *Camponotus*; între acestea se încinge o luptă care durează pînă nu mai rămîn în viață decît indivizii din o singură specie. Dacă înainte de a fi amestecate furnicile sînt supuse unei mici operații — li se smulg antenele — se constată că nu se mai războiesc între ele. Sau, dacă înainte de a fi introduse în furnicarul cu specia *Lasius*, furnicile din specia *Formica* și *Camponotus* sînt mînjite cu suc obținut prin strivirea cîtorva indivizi ai speciei gazdă, *Lasius*, se constată că o bună bucată de vreme cele trei specii conviețuiesc pașnic, dar după 4—5 ore — în care substanța mirositoare s-a evaporat de pe corpul celor mînjite —, începe lupta.

c) Viespele *Polistes* cu antenele secționare nu mai simt mierea nici la distanță de 1 cm; numai dacă se mînjește aparatul lor bucal cu miere, o mîncă.

d) Albinele se pot dresa ușor la anumite mirosuri. Mirosul este mai dezvoltat la albine decît la furnici.

Dintre insectele cu mirosul mai dezvoltat amintim dipterele: *Sarcophaga vivipara*, *Calliphora vomitoria*, *Lucilia caesar*; lepidopterele: *Bombyx mori*, *Saturnia piri*; coleopterele: *Necrophorus vespillo*.

2.3.3.8. Sensibilitatea auditivă

Undele sonore emise de corpurile capabile să vibreze sau de către animale cu ajutorul aparatului lor fonator (indiferent de structura lui) și care se propagă cu viteze diferite în aer, apă sau prin corpurile solide, pot fi recepționate de om și de către animale la care determină apariția senzațiilor auditive specifice.

Receptorul periferic al analizorului auditiv de la mamifere este „organul lui Corti” găzduit în canalul cohlear al melcului (fig. 61).

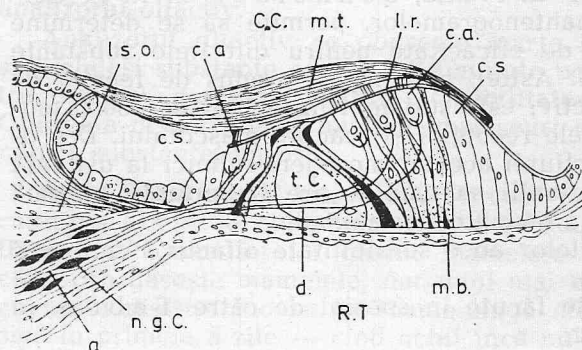


Fig. 61. Structura organului Corti:

R.T. — rampa timpanică; C.C. — canalul cohlear; t.C. — tunelul Corti; a — axonul; d. — dendritul neuronului din ganglionul Corti (n.g.C.); m.b. — membrana bazală; c.s. — celule de susținere; c.a. — celule auditive; l.r. — lamă reticulară străbătută de cilii celulelor auditive; m.t. — membrana tectoria; l.s.o. — lama spirală osoasă.

Segmentul conducător al analizorului își are originea în neuronii bipolari din ganglionul Corti dispus în spirală pe baza lamei osoase. Axonii acestor neuroni formează ramura cohleară a nervului auditiv, care se termină la nucleii cohleari (dorsali și ventrali), din bulb. Axonii neuronilor acestor nucleii trec în majoritate de partea opusă și se termină la nucleii olivei superioare și apoi, al treilea neuron, urcă la mezencefal, sub forma fasciculului compact de fibre — numit *lemniscul lateral*. Din nucleii olivei superioare pornesc fibre scurte spre nucleii nervilor motori ai capului și trunchiului. La nivelul mezencefalului o parte din fibrele lemniscului lateral se opresc la tuberculi cvadrigemeni posteriori (centrul reflexelor de întoarcere a capului și a globilor oculari la auzul unor sunete). Cea mai mare parte a fibrelor urcă în regiunea talamusului (în corpii geniculați interni) și apoi de aici, printr-un alt neuron, la scoarța emisferelor cerebrale.

Segmentul central (v. fig. 51) al analizorului auditiv se află în lobul temporal stâng pentru urechea dreaptă și în lobul temporal drept pentru urechea stângă. Aria auditivă cuprinde o zonă nucleară în zona scizurii lui Sylvius (cîmpurile Brodmann 41 și 42) și o zonă periferică.

Excitantul adecvat, specific, al analizorului auditiv îl formează sunetele și zgomotele care se propagă prin aer, mediul de viață al omului și al animalelor terestre. *Sunetele* sînt produse de către vibrațiile regulate ale corpurilor. *Zgomotele* sînt produse de către vibrațiile neregulate ale corpurilor.

Din punct de vedere fiziologic sunetele se caracterizează prin *înălțime* (corespunzător frecvenței), prin *tărie—intensitate* (corespunzător amplitudinii vibrațiilor) și prin *timbru* (corespunzător spectrului sonor).

Cum funcționează analizorul auditiv al mamiferelor. Undele sonore produse de corpurile capabile să vibreze și care se propagă în mediul aerian, reflectate de pavilionul urechii, ajung, prin conductul auditiv extern, la timpanul care acum vibrează. La frecvențe joase (pînă la 2000 Hz) această membrană se deplasează în bloc; amplitudinea mișcării este mai mare la centru, acolo unde se sprijină coada ciocanului, decît la periferie. La frecvențe ridicate, se pare că ansamblul membranei nu vibrează în fază, ci pe sectoare. Odată cu timpanul vibrează întregul lanț de oscioare al urechii mijlocii. Amplitudinea mișcării scăriței este aproape egală cu deplasarea timpanului — nu există deci efect de pîrghie. Forțele exercitate pe timpan și pe scăriță sînt deci comparabile. Dar cum suprafețele sînt foarte diferite (raportul suprafețelor este de 14), presiunea acustică exercitată de către scăriță asupra perilimfei labirintului este cu mult mai mare decît presiunea primită de timpan. Mecanismul sistemului de oscioare asigură deci o transmitere cvasiintegrală a energiei acustice a mediului gazos-aerian la mediul lichid-perilimfa (o undă sonoră care lovește direct o interfață aer-apă este aproape în întregime reflectată). Suprimarea lanțului de oscioare antrenează o pierdere auditivă de aproximativ 23—30 decibeli.

Ansamblul timpan-oscioare este foarte amortizat; o percuție sonoră medie antrenează o oscilație care devine foarte repede descreștătoare (fig. 62).

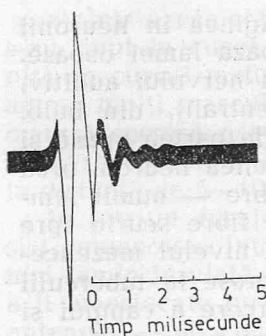


Fig. 62. Potențialul de acțiune al timpanului provocat de o percúție sonoră.

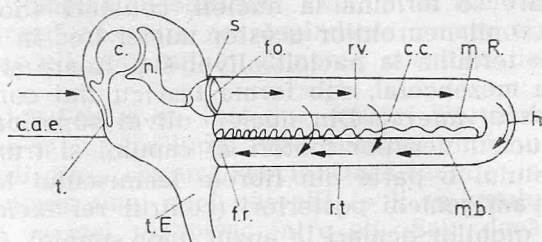


Fig. 63. Schema funcționării segmentului periferic auditiv:

c.a.e. — canalul auditiv extern; c — ciocan; n — nicovală; s — scăriță; f.o. — fereastră ovală; f.r. — fereastră rotundă; t.E. — trompa Eustache; t — timpan; r.v. — rampă vestibulară; m.R. — membrana Reissner; h — helicotremă; c.c. — canalul cohlear; m.b. — membrană bazală; r.t. — rampă timpanică.

Vibrațiile scăriței se transmit perilimfei la nivelul ferestrei ovale, sub forma unor variații de presiune care se propagă prin rampa vestibulară, prin endolimfă și membrana bazală a canalului cohlear și prin perilimfa rampei timpanice pînă la fereastra rotundă a cărei membrană vibrează astfel de un număr egal de ori ca și timpanul, scărița ori membrana bazală (fig. 63). Trebuie însă să precizăm că nu este vorba de propagarea unei unde în sensul uzual al termenului, fiindcă nu este energie transferată de la un element la altul al membranei. Propagarea sunetului în perilimfă se face practic instantaneu — ea durează doar 25 μ s. Ca urmare toate punctele membranei cohleare sînt atinse în același timp de vibrația lichidului. Dar răspunsul fiecărei regiuni a membranei depinde de gradul de întindere a acesteia (mai mare la bază decît la vîrf; fig. 64).

Mișcările membranei ferestrei rotunde sînt în opoziție de fază cu acelea ale membranei ferestrei ovale, lucru lesne de înțeles dacă ținem seama de faptul că melcul este o cameră închisă plină cu un lichid, necomprimabil.

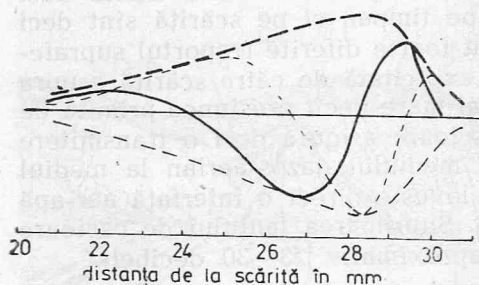


Fig. 64. Modul de vibrație al membranei bazale cohleare.

Cînd cu ajutorul unui amplificator și al unui telefon se recepționează variațiile de potențial ale membranei ferestrei rotunde care vibrează în timpul excitării timpanului cu un anumit sunet, se aude un sunet asemănător ca înălțime (ca frecvență) cu cel excitant; acesta este așa-numitul fenomen al microfonului.

Cînd timpanul și lanțul de oscioare nu mai vibrează sub acțiunea sunetului (din cauze patologice), atunci transmisia se

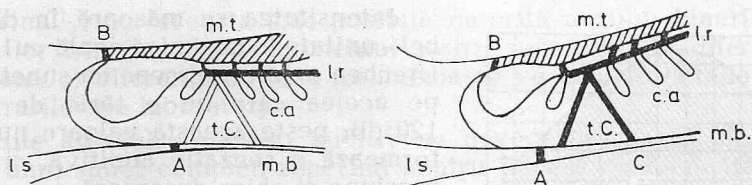


Fig. 65. Mișcarea de „forfecare” pe care o realizează organul Corti (A) și membrana tectoria (B) în cursul recepționării sunetelor:

c.a. — celule auditive; l.r. — lamă reticulară străbătută de ciliile celulelor auditive; l.s. — lamă osoasă; m.b. — membrană bazală; m.t. — membrana tectoria; t.C. — tunelul Corti.

poate face prin intermediul aerului din camera timpanului direct la fereastra rotundă, la perilimfa din rampa timpanică, la membrana bazală cu organul Corti, endolimfa canalului cohlear, membrana Reissner și apoi la perilimfa rampei vestibulare. Și în acest caz auzul nu este dispărut, el este însă foarte slab.

Vibrațiile sonore se pot propaga în urechea internă și prin intermediul oaselor cutiei craniene, mai ales atunci când sursa sonoră (un diapazon de exemplu) se aplică pe craniu. Odată cu membrana bazală vibrează și organul Corti. Acesta este momentul și structura la nivelul căreia are loc traducerea și codificarea mesajului sonor într-o formă proprie sistemului nervos, aceea a potențialelor de acțiune propagată.

Când membrana bazală oscilează (fig. 65), ansamblul format de către tunelul lui Corti, celulele auditive și lama reticulară străbătută de ciliile acestora, se rotește în jurul unui ax situat în A; membrana tectoria în care sînt inserați ciliile celulelor auditive se rotește în jurul unui ax situat în B. Rezultă o alunecare a celor două formațiuni una față de alta și o îndoire a cililor supuși la un efort de forfecare.

Oscilațiile canalului bazal ajung astfel să se transforme în vibrații ale cililor celulelor auditive. Aici, la acest nivel, fenomenul mecanic determină apariția potențialului de receptor, a potențialului generator la sinapsa celulelor auditive cu terminațiile senzitive-dendritice ale neuronului bipolar și apoi a potențialului de acțiune propagat în axonul aceluiași neuron. Informația auditivă codificată astfel în frecvența potențialelor de acțiune este condusă pînă în centrul cortical unde apare senzația auditivă corespunzătoare.

Sensibilitatea auditivă. După senzația pe care o produc, sunetele sînt de două categorii: sunete muzicale produse de mișcări periodice regulate și zgomote (mișcări periodice neregulate).

Pentru ca o vibrație mecanică să fie percepută sub formă de sunet, să determine deci formarea unei senzații auditive, ea trebuie să îndeplinească anumite condiții de înălțime, intensitate și durată.

Cîmpul auditiv, adică limitele extreme pe care urechea omului le poate percepe, este situat între 16 și 20000 Hz sau 11 octave, iar vocea omului cuprinde frecvențe între 300 și 3000 Hz.

Cîinele, pisica și rozătoarele percep frecvențe de pînă la 40000 Hz; liliacul pînă la 80000 Hz; marsuinul pînă la 196000 Hz. Toate aceste sunete pe care omul nu le percepe sînt ultrasunete.

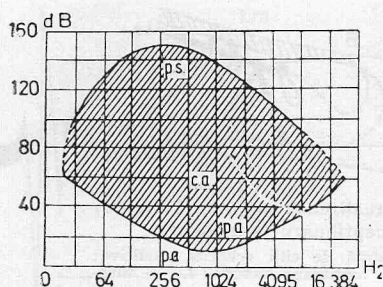


Fig. 66. Schemă simplificată a audio-gramei; pe ordonată intensitatea sunetelor; pe abscisă înălțimea sunetelor:

p.a. — prag de audibilitate; p.s. — prag senzorial; c.a. — câmp auditiv.

punde sunetelor cuprinse între 300 și 3000 Hz (frecvențele vorbirii omului), cu un maximum în jurul a 2700 Hz. Cu cât sunetele sînt mai îndepărtate de această zonă, cu atît pentru a fi auzite ele trebuie să fie mai intense.

În figura 66 este reprezentată relația dintre intensitatea și înălțimea sunetelor câmpului auditiv normal și sensibilitatea analizorului auditiv, într-o formă schematică mult simplificată.

Sensibilitatea urechii omului este așa de mare încît poate percepe (în zona frecvențelor de la 500—3000 Hz) sunete care lovesc timpanul cu o forță de mii de ori mai mică decît apăsarea exercitată de către un țințar pe mîna lui. Pe timpan aceasta corespunde unei presiuni de $0,0002 \text{ dyn/cm}^2$; amplitudinea mișcării timpanului este în acest caz a zecea milioana parte dintr-un milimetru (adică de cîteva ori mai mică decît lungimea de undă a luminii). Pentru a concretiza intuitiv această sensibilitate a urechii noastre, trebuie să arătăm că, dacă această sensibilitate ar fi numai de 10 ori mai mare, am putea auzi ciocnirile moleculelor. Pentru sunetele mai înalte de 8000 Hz sensibilitatea auditivă a omului este mai coborîtă decît a șobolanilor, care atinge valoarea maximă pentru sunete cu frecvența în jur de 20000 Hz (chițcăit).

Analizorul auditiv al omului poate diferenția cu mare precizie sunete care se deosebesc prin o diferență de înălțime de 3 Hz (sunetul de 1000 Hz se poate deosebi net de cel de 1003 Hz), iar pentru intensitate o diferență de 1 dB. Aceste valori definesc așa-numitul *prag diferențial* al auzului.

Menținînd intensitatea constantă, omul poate distinge 1500 nuanțe de înălțime, iar menținînd înălțimea constantă poate distinge 25 variante de intensitate. Asta ar însemna că omul poate să recepționeze cam 500 000 sunete distincte.

Localizarea sursei sonore. Auzul ne permite să localizăm sursa sonoră în afara noastră. Putem recunoaște cu ușurință direcția din care vine sunetul; uneori putem localiza sursa sonoră și chiar natura acesteia.

Intensitatea se măsoară în dB (decibel—unitate logaritmică egală cu $1/10$ bel). Urechea omului percepe ca sunete numai pe acelea care au o tărie de pînă la 120 dB; peste această valoare nu se mai formează o senzație auditivă, ci una de presiune și chiar dureroasă.

Sunetele obișnuite au următoarele intensități: șoapta 15 dB, tic-tac-ul unui ceas 20 dB, zgomotul unei străzi animate 70 dB, zgomotul unui atelier de cazangerie 100 dB, zgomotul unui motor de avion 110 dB, tunetul pînă la 120 dB.

Intensitatea minimă necesară pentru ca sunetele să fie percepute de om (*pragul de audibilitate*) variază cu înălțimea acestora. Sensibilitatea optimă corespunde

În primul rînd, aceasta este posibilă datorită auzului biauricular și următorilor trei factori: a) momentul sosirii sunetului; b) diferența de intensitate; c) diferența de fază (problema se va analiza detaliat în cadrul lucrărilor de laborator).

Teoriile auzului. Aparatul auditiv se dovedește capabil de a face analiza unui sunet complet, reperînd pentru fiecare componentă amplitudinea și frecvența sa. Una din problemele esențiale ale acusticii biologice este de a ști în care segment al analizorului se distinge tonul ascuțit sau grav al sunetului și care este modalitatea acestei analize.

După o primă teorie (ca reprezentant mai de seamă amintim pe *Rutherford*), această proprietate ar depinde de sistemul nervos central: sub acțiunea sunetelor membrana bazală ar vibra în întregime, ca o membrană de telefon, indiferent de înălțimea sunetelor; ea ar trimite excitațiile la creier, unde se face „diferențierea” lor. Aceasta a mai fost numită și *teoria telefonică*.

După o a doua teorie — formulată de către *Helmholtz* în 1863 — *teoria rezonanței* sau *teoria cohleară* —, sunetele de înălțimi diferite fac să vibreze segmente diferite ale membranei bazale, după principiul rezonanței; vibrează prin rezonanță numai acele porțiuni ale membranei bazale ale cărei fibre au o lungime de urdă de vibrare egală cu aceea a sunetului, tot așa cum o coardă de pian intră în vibrație prin rezonanță numai atunci cînd vibrează o altă coardă de aceeași lungime de undă. La baza melcului sînt recepționate sunetele înalte, iar la vîrfului melcului sînt recepționate sunetele joase.

Diferitele zone ale membranei bazale se proiectează în segmentul central, în aria auditivă (în lobul temporal) așa cum se poate vedea din figura 67.

Teoria aceasta a rezonanței se sprijină pe o serie de fapte:

a) Numărul fibrelor care formează membrana bazală este foarte mare: aproximativ 24000, număr superior aceluia al sunetelor percepute distinct după înălțimea lor.

b) Lungimea fibrelor din membrana bazală este și ea diferită; la bază sînt de 80 microni și cresc treptat, astfel că la vîrfului melcului ating 500 microni, ceea ce ar corespunde și cu o frecvență de vibrație diferită — mai mare la baza melcului și mai mică la vîrfului lui.

c) În unele cazuri, mai ales la cazangii, se pierde auzul pentru sunetele înalte (corespunzătoare zgomotelor din atelierele de cazangerie); la aceste persoane, după moarte, se constată leziuni degenerative ale fibrelor membranei bazale, la baza melcului.

d) Distrugerea experimentală a unor porțiuni din membrana bazală are drept urmare pierderea auzului pentru sunete de o anumită înălțime: sunetele joase, dacă leziunea s-a făcut la vîrf, sau sunetele înalte, dacă leziunea s-a făcut la baza melcului.

e) Cînd o ureche a fost obosită printr-o excitare prelungită cu un sunet

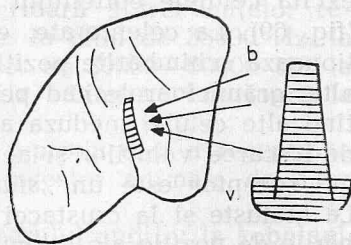


Fig. 67. Proiecția corticală a membranei bazale, între vîrf (v) și bază (b).

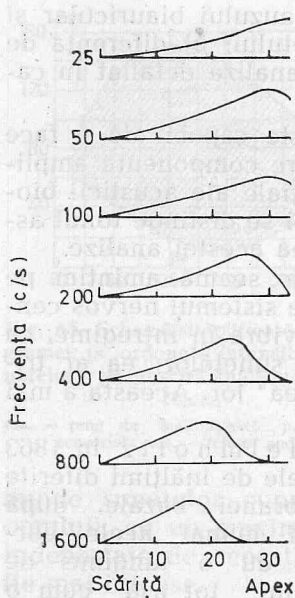


Fig. 68. Zonele de vibrație maximă ale membranei bazale pentru sunete de înălțimi diferite.

determinat, perceperea acestui sunet este mult diminuată, dar auzul sunetelor învecinate nu este perturbat; aceasta arată că oboseala privește numai un anumit număr de fibre din membrana bazală fără ca cele din jur să fie afectate.

f) Folosind metoda reflexelor condiționate, L. A. Andreev a făcut experiențe pe ciini la care a elaborat reflexe condiționate salivare cu sunete muzicale pure de anumite înălțimi: la un sunet de 500 Hz și la un sunet de 15000 Hz. Distrugerea vârfului melcului a dus la pierderea reflexului elaborat la sunetul de 500 Hz și păstrarea celui elaborat la sunetul de 15000 Hz. La alt ciine cu ambele reflexe elaborate, distrugerea bazei melcului a dus la pierderea reflexului elaborat la sunetul de 15000 Hz și păstrarea celui alt.

Cercetări moderne, mai ales acelea ale lui von Bekesy și colaboratorii, confirmă numai în parte teoria lui Helmholtz. Observațiile directe asupra membranei bazale arată că aceasta nu este deloc întinsă — sub tensiune; de asemenea, ea este puternic amortizată.

Observându-se mișcarea membranei bazale în cursul excitării cu frecvențe diferite și măsurându-se amplitudinea mișcării, se constată că:

a) există zone în care amplitudinea vibrației este cea mai mare; b) aceste zone ale maximumului de amplitudine se deplasează de la apex către baza melcului pe măsură ce frecvența se mărește (fig. 68) și aspectul fenomenului se schimbă.

Se confirmă deci un fapt fundamental: existența unei distribuții definite a frecvențelor de-a lungul cohleei; dar membrana bazală nu vibrează fragmentat, ci în totalitatea ei, cu amplitudine diferită după înălțimea sunetelor.

Auzul în seria animală. La multe nevertebrate — celenterate, echinoderme, viermi, moluște și crustacei — există un organ receptor ce are următoarea structură: o vezică căptușită cu un epiteliu ciliat, avînd înăuntru unu sau cîteva grăuncioare solide care atingînd ciliii excită celulele epiteliului și determină nașterea unui influx nervos (fig. 69). La celenterate, echinoderme și viermi aceste organe recepționează schimbările poziției corpului: prin înclinarea într-o parte sau alta, grăuncioarele cad pe o zonă sau alta a epiteliului vezicii, excitînd alte celule; meduza ar fi capabilă să perceapă vibrații provocate de frecarea valurilor și aerului, ce au o frecvență de 8—13 c/s. Organul receptor este un „statocist”, iar grăuncioarele din el „statolite”. La moluște și la crustacei vezicula poate recepționa nu numai schimbările de poziție ale corpului, ci și vibrațiile mediului — este un „otocist”, iar grăuncioarele „otolite”. Otocistul este cel dintîi receptor auditiv în seria animală.

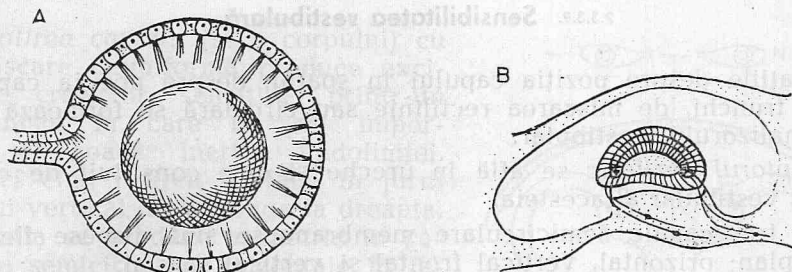


Fig. 69. Organizarea unui statocist (A) și a unui otocist (B).

La insecte există fie peri auditivi, răspinși pe tot corpul, care poartă pe ei celulele receptoare, fie un „organ timpanal”, localizat pe picioare sau pe abdomen. Organe timpane foarte bine dezvoltate se găsesc la grilide, locustide și acridide. Organele timpanale ale greierului recepționează sunete de 300—8000 Hz, iar la lăcustă pînă la 90000 Hz. Fluturii de noapte recepționează ultrasunetele mergînd pînă la 175000 vibrații pe secundă; ei reușesc astfel să evite liliecii, dușmanii lor principali, care emit asemenea ultrasunete în timpul zborului.

Organul liriiform, prezent la unii păianjeni, este format din receptori situați la picioare și extrem de sensibili la vibrații, ei fiind excitați de către o deplasare a pînzei cu amplitudine de $2,5 \times 10^{-6}$ mm și o gamă de frecvențe de 400—3000 Hz.

La pești zona maximă de sensibilitate corespunde la 400—800 Hz (la unele specii pînă la 1000—1600 Hz).

La amfibii, la *Rana catesbeiana*, o sensibilitate optimă în zona frecvențelor de 200—800 Hz, limita superioară fiind 1000—4000 Hz; la *R. esculenta* frecvențe de pînă la 4000 Hz.

Prezența auzului la reptile a suscitat multe păreri contradictorii. La șerpi nu există nici un fel de dovezi asupra existenței auzului. La șopîrle limita superioară a sensibilității este de 12500 Hz (*Tachydromus tachidromoides*) sau de 8200—7400 (*Lacerta agilis* și *L. vivipara*).

La păsări gama frecvențelor recepționate prezintă mari deosebiri la diferite specii; limita superioară la păsările cîntătoare (*Oscines*) se apropie de cea a omului. Toți cercetătorii menționează caracterul inconstant al pragurilor diferențiale de la o experiență la alta, precum și mari deosebiri individuale.

La mamifere, la majoritatea, limita superioară a frecvențelor recepționate este mai ridicată decît la primat: la cîini de 38000 Hz, la pisici de 60000 Hz, la majoritatea rozătoarelor de 30000—60000 Hz, la lilieci 98000—100000 Hz, la delfini 100000 Hz. Limita inferioară la toate aceste animale este de 64—80—150 Hz.

Capacitatea liliecilor și a delfinilor de a reproduce și a recepționa frecvențe înalte este legată de capacitatea acestor animale de a se orienta în spațiu cu ajutorul echolocației.

În domeniul sensibilității maxime a analizorului auditiv la șobolani, pisici și cîini, pragurile diferențiale de intensitate sînt mai ridicate decît la om.

2.3.3.9. Sensibilitatea vestibulară

Senzațiile despre poziția capului în spațiu, despre poziția capului față de trunchi, de mișcarea rectilinie sau circulară se formează datorită analizorului vestibular.

Receptorul periferic se află în ureche și este constituit de către aparatul vestibular al acesteia.

Cele trei canale semicirculare membranoase sînt dispuse fiecare într-un plan: orizontal, vertical frontal și vertical sagital.

Cele două aparate vestibulare ale omului, drept și stîng, sînt dispuse de așa manieră încît planurile canalelor verticale dintr-o parte și din alta sînt paralele două cîte două.

Zonele senzitive propriu-zise ale aparatului vestibular sînt reprezentate de către *crestele senzitive* ale canalelor semicirculare și de către petele senzitive sau *maculele* din utriculă și saculă (fig. 70).

Segmentul intermediar — conducător al analizorului începe cu ramura vestibulară a nervului auditiv; dendrita neuronilor din ganglionul Scarpa inervează zonele receptoare, iar axonul lor conduce la nucleii vestibulari din bulb. Aceștia au mai multe conexiuni: cu musculatura cefei, trunchiului și membrelor, unde trimit influxuri motoare prin care se realizează reflexele de postură; trimit influxuri la nucleii de origine ai nervilor III și IV din mezencefal în legătură cu mișcarea globilor oculari; trimit influxuri la cerebel; unele influxuri ajung la scoarța emisferelor cerebrale unde se află *segmentul central-cortical* al analizorului.

Segmentul central este în lobul temporal: stricninizarea scoarței cerebrale temporale produce convulsii la rotire.

Excitantul specific al analizorului vestibular este: schimbarea poziției capului în spațiu și mișcarea variată a capului (însoțită sau nu de a corpului), fie circulară, fie rectilinie. În cursul mișcărilor uniforme, aparatul vestibular nu se excită. În tren, dacă stăm cu ochii închiși, nu simțim mișcarea acestuia decît la pornire și la oprire.

Excitarea analizorului vestibular se face în două moduri: a) *prin schimbarea poziției capului* (a se vedea reflexele de postură și de redresare), b) *prin schimbarea stării de mișcare sau de repaus*.

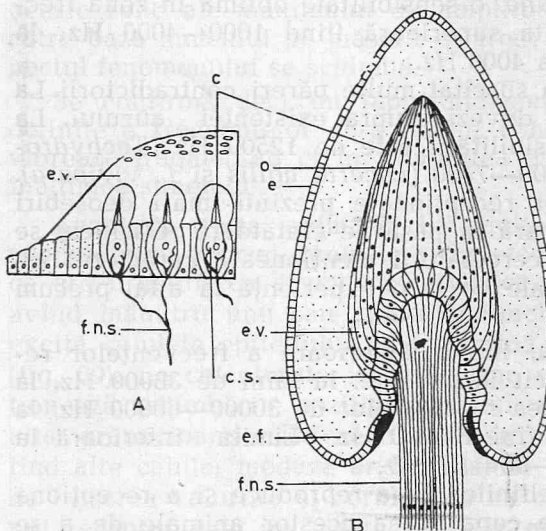


Fig. 70. Structura unei macule (A) și a unei creste senzitive (B);

f.n.s. — fibre nervoase senzitive; c.s. — celule senzitive; e.v. — endolimfă viscoasă; c — cili ai celulelor senzitive o — otolite; e — epiteliul ce căptușește canalul semicircular.

Rotirea capului (și a corpului) cu o mișcare neuniformă produce excitația creștelor senzitive printr-un mecanism în care un rol important îl joacă inerția endolimfei. Atunci când rotirea se face în jurul axului vertical de la stînga la dreapta, excitația se produce asimetric în canalele semicirculare orizontale în felul următor: la începutul rotației endolimfa rămînînd un moment pe loc (din cauza inerției), dă astfel naștere unui curent de sens contrar aceluia de rotire a capului; acest curent determină o apăsare asupra cupulei creștei senzitive, pe care o deplasează (fig. 71); prin deplasare, aceasta exercită o tracțiune sau o apăsare asupra cililor celulelor senzitive pe care astfel le excită. Excitația este condusă la centri, de unde se comandă o serie de reflexe de mișcare a globilor oculari, ale membrilor și ale trunchiului, cum sînt: nistagmusul rotator în plan orizontal (fig. 71), creșterea tonusului mușchilor extensori de partea corpului spre care se face rotirea și scăderea tonusului de partea opusă; astfel se asigură menținerea echilibrului corpului ce se rotește — starea este întreținută prin mișcări sacadate (variate) ale capului. La oprirea rotirii, evoluția fenomenelor este inversată, ceea ce determină nistagmusul postrotator, scăderea tonusului extensorilor de partea rotirii și creșterea tonusului de partea opusă.

Deplasarea lineară, cu viteză neuniformă, determină și ea o serie de reacții caracteristice după sensul mișcării: a) ridicarea bruscă în sus determină îndoirea membrilor și aplecarea capului (este reflexul ascensorului); b) coborîrea bruscă determină, din contră, extinderea membrilor și ridicarea capului.

Rolul aparatului vestibular în organism reiese și în urma experiențelor de extirpare, uni- sau bilaterală, și a celor de excitație a unor segmente ale lui. Dacă se extirpă unilateral urechea, la *păsări* se produce devierea capului înspre partea operată și mișcări de rotație în jurul axului longitudinal înspre partea lezată; de la un timp acestea dispar, fiind compensate prin activitatea analizorului vizual și al celui tactil. La *ciine* reacția este mai complexă: se produce înclinarea și rotirea capului spre partea operată, în așa fel încît animalul privește în sus de partea opusă; ochiul de partea operată se mișcă în jos și în afară, iar cel de partea opusă se mișcă în sus și în afară — tonusul extensorilor este micșorat de partea lezată și exagerat de partea opusă, astfel că membrele sînt îndoite de partea lezată și extinse de partea opusă; mersul este necoordonat (ataxie labirintică).

După extirparea bilaterală se observă, la *ciine*, instabilitatea corpului, tulburări ale echilibrului, mers în zig-zag, imposibilitatea de a sări și înota.

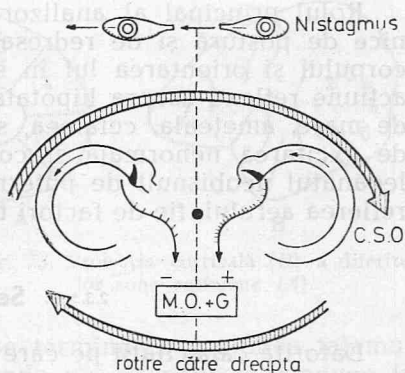


Fig. 71. Schema mecanismului excitării asimetrice a creștelor senzitive ale canalelor semicirculare orizontale (C.S.O.) în cursul rotirii:

M.O. + G. — mușchii ochilor și gâtului (după W. Rüdiger).

Rolul principal al analizorului este în realizarea unor reflexe tonice de postură și de redresare, care asigură menținerea echilibrului corpului și orientarea lui în spațiu. Dar excitarea lui produce și o acțiune reflexă asupra hipotalamusului și a reflexelor vegetative. Răul de mare, amețea, cefaleea, sudorile reci etc. sunt fenomene produse de excitarea nenormală și continuă a aparatului vestibular, fie prin legănatul neobișnuit de puternic al unei bărci sau vapor, fie prin răfieriarea aerului, fie de factori termici.

2.3.3.10. Sensibilitatea vizuală

Datorită capacității pe care o are de a recepționa undele luminoase, analizorul ne permite să cunoaștem obiectele din mediul nostru de viață după forma, mărimea, culoarea și luminozitatea lor; de asemenea, ne permite să apreciem chiar distanța până la ele și distanța dintre ele, ca și mișcarea lor. Ca urmare, permite să apreciem poziția noastră în spațiu și să ne menținem echilibrul.

Receptorul periferic al analizorului vizual este *retina*, membrană sensibilă cuprinsă în globul ocular, la interiorul acestuia, sub coroidă (pătură trofică) și sclerotică (membrana acoperitoare-protectoare a ochiului).

Din punct de vedere funcțional, elementele ce intră în structura globului ocular formează două sisteme: *sistemul optic al ochiului* și *sistemul fotosensibil*.

Sistemul optic cuprinde: corneea transparentă, umoarea apoasă, cristalinul și umoarea sticloasă. Ele au două proprietăți importante: a) sunt medii transparente care pot fi străbătute de razele de lumină ce

ajung la ochi, b) au un anumit indice de refracție, din care cauză pot schimba direcția de pătrundere a razelor luminoase și acestea în așa fel încât imaginea obiectului privit se formează pe retină.

Sistemul fotosensibil este constituit de către celulele sensibile ale retinei; în acestea mesajul luminos este tradus și codificat în influxul nervos vizual care este condus pe calea nervilor optici până la segmentul central al analizorului (v. fig. 51).

Segmentul intermediar este constituit de către nervii optici și nucleii de substanță cenușie de pe traiectul lor (fig. 72).

La om și la mamifere fibrele celor doi nervi optici nu merg separat ci, la locul de intrare în trunchiul cerebral — *chiasma nervilor optici* — o parte din fibre se încrucișează: fibre

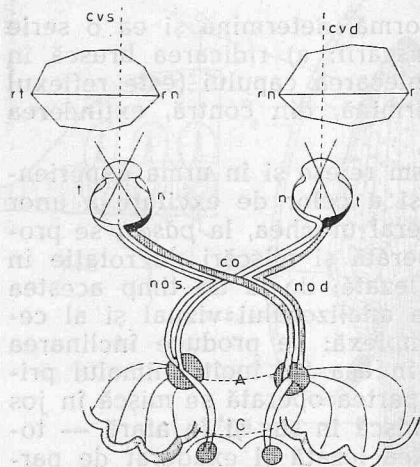


Fig. 72. Segmentul intermediar al analizorului vizual:

c.v.s. — câmp vizual stâng; c.v.d. — câmp vizual drept; r.n. — regiune nazală; r.t. — regiune temporală; c.o. — chiasma optică; n.o.s. — nerv optic stâng; n.o.d. — nerv optic drept; A — talamusul optic; C — cortexul cerebral.

ale nervului optic drept trec în nervul optic stîng și invers; la om se încrucișează 50% din fibre, la pisică și ciine 20%; la mamiferele inferioare și la toate celelalte grupe de vertebrate, cei doi nervi optici au traiecte complet separate. Încrucișarea parțială a fibrelor nervilor optici în chiasma optică este pusă în legătură cu vederea binoculară a omului și a mamiferelor superioare.

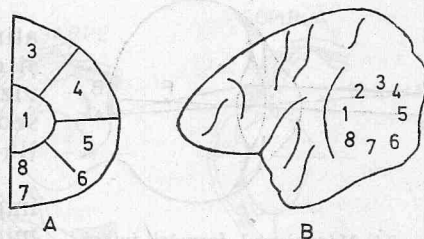


Fig. 73. Proiecția corticală (B) a diferitelor zone retiniene (A).

Majoritatea fibrelor nervilor optici se termină în regiunea talamusului, în corpii geniculați externi, de unde un alt neuron conduce la segmentul central cortical. Un număr mic de fibre ajung în regiunea mezencefalului, la tuberculii cvadrigemeni anteriori, prin care se realizează reflexele de mișcare ale corpului la excitațiile vizuale.

Segmentul central-cortical al analizorului vizual se află în lobul occipital, în așa-numita „area striată”, de o parte și de alta a scizurii calcarine (v. fig. 51).

Ca urmare a încrucișării fibrelor nervilor optici, scoarța vizuală de fiecare parte primește influxuri din jumătatea retinei fiecărui ochi de partea corespunzătoare; scoarța vizuală a emisferei cerebrale drepte primește influxuri ce vin din jumătatea temporală a retinei ochiului drept și din jumătatea nazală a retinei ochiului stîng (v. fig. 72).

Radiațiile luminoase ce acționează asupra jumătății drepte a fiecărei retine provin din jumătatea stîngă a câmpului vizual total; ca urmare, ca și în majoritatea celorlalți centri corticali, fiecare zonă vizuală primește informații ce vin din partea opusă.

Există o corespondență foarte precisă între zonele retiniene și zonele scoarței vizuale (fig. 73).

Excitarea directă, la om, a zonei „area striată” produce senzații optice ce constau din scînteii de lumină, puncte sau inele scînteietoare etc.; excitarea regiunilor învecinate provoacă fenomene mai complexe: reprezentări de imagini, de obiecte, de fenomene, de persoane. Aceasta este în favoarea ipotezei după care suprafața striată constituie zona terminală pentru senzațiile luminoase, pe cînd celelalte suprafețe învecinate joacă rol important în mecanismul psihic legat de interpretarea și asocierea imaginilor.

Excitantul adecvat al analizorului vizual îl constituie razele de lumină care, reflectîndu-se de pe diferite obiecte, pătrund în interiorul globilor oculari și excită retina acestora.

Cum funcționează analizorul vizual. Razele de lumină solară, sau artificială, reflectate de pe diferitele obiecte privite, sau razele de lumină (luminare, bec etc.), pătrunse în globul ocular, străbat sistemul optic al acestuia și ajung pe retină în așa fel încît formează în regiunea centrală (a retinei) o imagine răsturnată a obiectului privit (fig. 74).

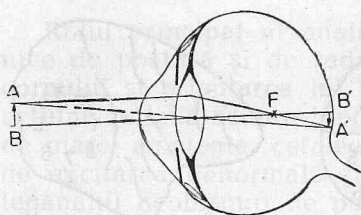


Fig. 74. Mecanismul formării imaginii pe retină.

În punctele în care razele de lumină ating retina, ele excită celulele sensibile și determină apariția unui influx nervos vizual care, pe calea nervilor, ajunge la scoarța vizuală unde se formează senzația vizuală specifică.

În ochi au loc deci două fenomene importante: a) *conducerea razelor de lumină* prin sistemul optic și devierea lor în așa fel încât ating retina, și b) *excitarea retinei* (sistemul fotosensibil).

Întotdeauna imaginea obiectelor privite se formează pe retină, în porțiunea ei centrală (*pata galbenă* sau *fovea*), indiferent de distanța de la care sînt privite. Aceasta datorită capacității de acomodare a sistemului optic al ochiului.

Fenomenul de acomodare constă mai ales din două reacții importante: *acomodarea cristalinului* (modificarea formei acestuia și odată cu aceasta schimbarea puterii lui de refracție) și *reflexul pupilar* (mărirea sau micșorarea diametrului pupilei și prin aceasta mărirea sau micșorarea fasciculului de lumină care străbate pupila către retină).

Acomodarea cristalinului este un act reflex, care se poate evidenția la orice individ prin experiența numită „imaginile lui Purkinje” (problema va fi discutată în cadrul lucrărilor de laborator).

Ochiul în repaus este adaptat pentru privirea obiectelor îndepărtate; acum mușchiul ciliar este relaxat, iar cristalinul este turtit. Turtirea cristalinului este rezultatul faptului că ligamentul Zinn este tras înspre partea posterioară, de către coroidă, care se află într-un anumit tonus elastic; cum ligamentul Zinn este fixat cu celălalt capăt de capsula cristalinului, tracțiunea se transmite și la aceasta din urmă, ceea ce are drept urmare turtirea lui și creșterea tensiunii elastice interne ce se va elibera numai în momentul cînd ochiul se acomodează la privirea obiectelor apropiate.

Ochiul acomodat (fig. 75) face posibilă privirea obiectelor apropiate; mușchiul ciliar este contractat, coroida este ușor trasă înainte (prin aceasta, în ea tensiunea elastică se mărește) tracțiunea asupra ligamentului Zinn este micșorată; ca urmare slăbește și tracțiunea asupra cristalinului care, fiind elastic, se bombează. Cu cît obiectele privite sînt mai apropiate, cu atît și bombarea cristalinului este mai accentuată, ca urmare a unei contracții mai puternice a mușchiului ciliar.

Acomodarea cristalinului și a ochiului în întregime, la privirea obiectelor apropiate, se face cu mare cheltuială de energie, consumată de către mușchiul ciliar ce se contractă. Dimpotrivă, în timpul privirii obiectelor îndepărtate — mai îndepărtate decît „punctum remotum”, cheltuiala de energie este foarte mică. Aceasta ne explică de ce în cursul privirii obiectelor apropiate (în cursul lucrului manual, al cititului, al scrisului) ochii obosesc foarte repede și sîntem obligați ca din cînd în cînd „să ridicăm ochii de pe carte”, să privim în depărtare sau să-i închidem, pentru a-i odihni.

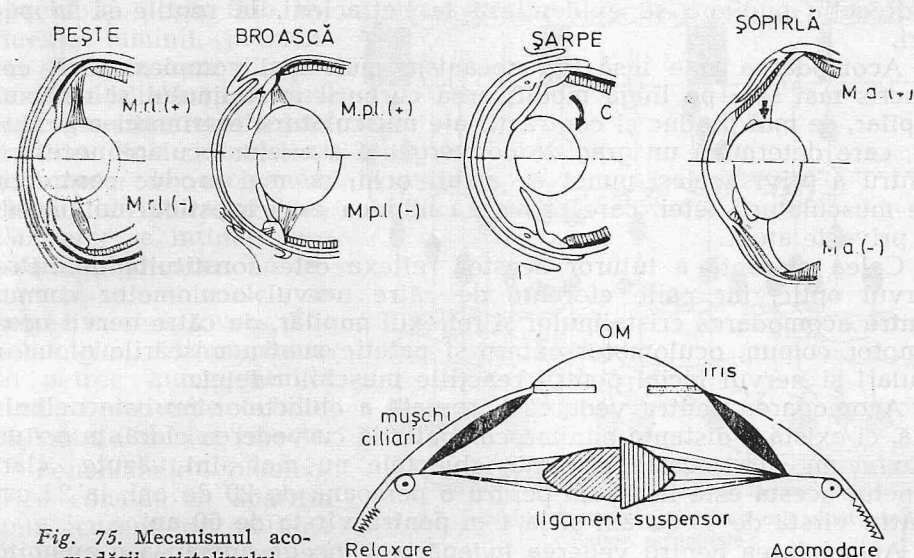


Fig. 75. Mecanismul acomodării cristalinului.

Reflexul pupilar. Modificările suferite de cristalin în cursul acomodării vederii sînt însoțite de modificări ale lumenului pupilei, care reglează astfel mărimea fasciculului de lumină ce pătrunde în ochi; într-un mediu slab luminat, pupila este foarte dilatată și lasă să pătrundă un fascicul numeros de raze luminoase; într-un mediu puternic luminat, diametrul pupilei se micșorează foarte mult și astfel fasciculul luminos care pătrunde este mult redus. Mărirea sau micșorarea pupilei se face în urma contracției fibrelor musculare radiare sau a sfincterului circular din iris. Con tracția și relaxarea acestora se află sub dependența fibrelor nervoase simpatice cervicale (cele radiare) și parasimpatice (ale oculomotorului comun) cele dispuse circular (fig. 76).

Cele două categorii de fibre nervoase vegetative exercită o acțiune tonică permanentă, care se modifică însă în funcție de mărimea fasciculului luminos ce pătrunde în ochi și de luminozitatea mediului. Și unele substanțe injectate în sînge sau aplicate pe corneea pot determina mărirea sau micșorarea pupilei: adrenalina, substanță simpatico-mimetică (excitînd fibrele musculare radiare) și atropina, substanță parasimpaticolitică (paralizînd fibrele nervoase parasimpatice), determină mărirea pupilei; pilocarpina, muscarina (substanțe parasimpatico-mimetice), provoacă micșorarea pupilei (provoacă contracția fibrelor circulare).

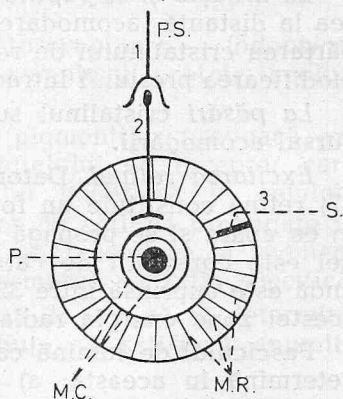


Fig. 76. Reflexul pupilar:
P.S. — fibre parasimpatice; S — fibre simpatice; M.C. — musculatură circulară; M.R. — musculatură radiară a irisului; P — pupila.

Reacția pupilară se evidențiază la batracieni, la reptile și la păsări.

Acomodarea este însă un mecanism mult mai complex decât cel descris mai sus; pe lângă modificarea curburii cristalinului și reflexul pupilar, se mai produc și contracții ale musculaturii extrinseci a ochiului, care determină un grad de convergență a axelor oculare necesare pentru a privi același punct cu ambii ochi; se mai produc contracții ale musculaturii feței, care provoacă mimica caracteristică individului ce privește atent.

Calea aferentă a tuturor acestor reflexe este constituită de către nervul optic, iar căile eferente de către nervul oculomotor comun pentru acomodarea cristalinului și reflexul pupilar, de către nervii oculomotor comun, oculomotor extern și patetic pentru mișcările globilor oculari și nervul facial pentru reacțiile mușchilor feței.

Acomodarea pentru vederea apropiată a obiectelor nu este nelimitată, ci există o distanță minimă compatibilă cu vederea clară, *punctum proximum*; sub această distanță, obiectele nu mai sînt văzute clar. Punctul acesta este la 10 cm pentru o persoană de 20 de ani, la 22 cm pentru vîrsta de 40 de ani și la 1 m pentru vîrsta de 60 ani.

Acomodarea pentru vederea îndepărtată începe numai la o anumită distanță; obiectele mai îndepărtate decât această distanță nu mai declanșează mecanismul acomodării, *punctum remotum*.

Zona cuprinsă între *punctum proximum* și *punctum remotum* constituie *cîmpul de acomodare* al ochiului.

Într-un anumit moment, ochiul vede clar numai obiectul pentru care s-a făcut acomodarea, iar pe celelalte care intră în cîmpul vizual le vede neclar.

Acomodarea ochiului la diferite grupe de vertebrate (fig. 75). Ochiul peștilor în repaus este adaptat pentru vederea aproape. Pentru vederea la distanță, în cursul acomodării, cristalinul sferic — nedeformabil — este tras înspre retină, în urma contracției mușchilor ciliari.

La broaște și la reptile în repaus, ochiul este adaptat pentru vederea la distanță; acomodarea pentru privirea aproape se face prin îndepărtarea cristalinului de retină printr-un mecanism la care participă și modificarea presiunii intraoculare.

La păsări cristalinul suferă o ușoară deformare și o deplasare în cursul acomodării.

Excitarea retinei. Datorită prezenței conurilor și bastonașelor (fig. 77) retina constituie un fotoreceptor. Sub acțiunea energiei luminoase în ea apare și se propagă un influx nervos. Excitantul specific al retinei este constituit de către radiațiile luminoase a căror lungime de undă este cuprinsă între 320 și 750 milimicroni. Deasupra și dedesubtul acestei zone energia radiantă nu mai impresionează retina.

Fasciculul de lumină care intră în ochi și se proiectează pe retină, determină în aceasta: a) fenomene retinomotoare, b) fenomene bio-electrice, c) fenomene fotochimice.

Fenomenele retinomotoare constau în modificări submicroscopice ale formei și poziției celulelor sensibile (conuri și bastonașe) în raport cu stratul pigmentar, mai evidente la vertebratele inferioare și în

special la pești. Sub influența luminii, pigmentul se deplasează din pătura epitelială (a stratului pigmentar retinian) în spațiile dintre conuri și bastonașe; de asemenea, elementul intern al bastonașelor se întinde spre stratul pigmentar. La întineric fenomenele se petrec în sens invers. Fenomenele retinomotoare se petrec numai atunci când conexiunile ochilor cu encefalul sînt intacte.

Fenomenele bioelectrice constau în apariția unui curent de acțiune în urma excitării retinei și care se poate înregistra sub forma unei *electroretinograme*.

Fenomenele fotochimice constau mai ales în desfacerea, sub acțiunea luminii, a pigmentului retinian din bastonașe, *purpurul retinian* sau *rodopsina*, în cele două componente de bază ale sale: *retinenul* și o proteină complexă — *opsina*. La întineric, purpurul retinian se reface numai în prezența vitaminei A; de asemenea, este necesar ca bastonașele să fie în apropierea stratului pigmentar retinian. Atunci când vitamina A lipsește, rodopsina consumată nu se mai poate reface și vederea în amurg sau noaptea (vederea crepusculară) nu mai este posibilă; apare starea nefiziologică numită *hemeralopie* sau „orbul găinilor”.

În *conuri* sînt prezentate trei substanțe fotoreceptoare — *iodopsina*, *porfiropsina* și *cianopsina*, fiecare conținînd complexul proteic incolor, *opsina* și grupul cromofor.

Substanțele rezultate din descompunerea pigmentilor provoacă excitația celulelor sensibile cu apariția potențialului de receptor care determină la rîndul lui apariția potențialului generator în celulele neuronale retiniene bipolare și a potențialelor de acțiune propagate în celulele ganglionare care, prin nervii optici, sînt conduse la segmentul central din scoarța cerebrală, unde se formează senzația specifică.

Sensibilitatea luminoasă. Pentru ca o sursă de lumină să determine apariția unei senzații vizuale, aceasta trebuie să satisfacă anumite condiții:

Fasciculul luminos, care pătrunde în ochi, să aibă o anumită intensitate; cantitatea minimă de energie luminoasă, suficientă pentru a provoca apariția senzației luminoase, măsoară *sensibilitatea absolută a ochiului*. Ochiul depășește, din punctul de vedere al sensibilității lui,

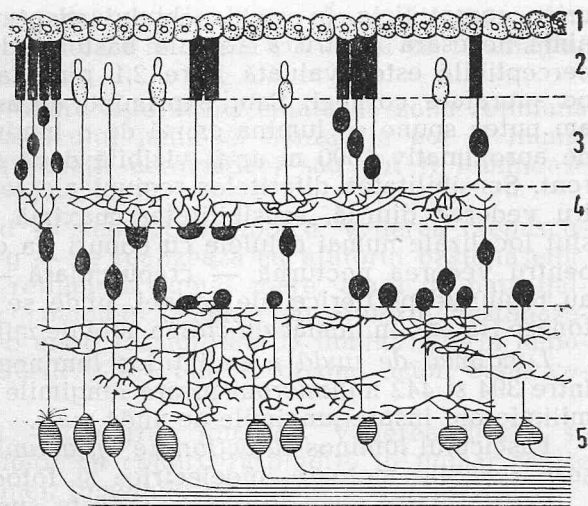


Fig. 77. Schema structurii retinei cu cele cinci straturi celulare principale:

1 — celule pigmentare; 2 — celule cu bastonașe; 3 — celule cu conuri; 4 — celule senzoriale bipolare; 5 — celule neuronale ganglionare.

orice aparat fizic. În cazul ochiului adaptat la întuneric, energia minimă necesară pentru a stimula bastonașele și a provoca o senzație perceptibilă este evaluată între 2,1 pînă la $5,7 \times 10^{-10}$ ergi, măsurată pe suprafața corneei. Sau, exprimînd aceasta în termeni mai simpli, am putea spune că lumina emisă de o luminare standard la o distanță de aproximativ 1500 m ar fi vizibilă dacă aerul ar fi perfect transparent. Sensibilitatea diferitelor regiuni ale retinei nu este aceeași; pentru vederea diurnă, sensibilitatea maximă o are pata galbenă, unde sînt localizate numai celulele cu conuri (la om, în număr de 7 000 000); pentru vederea nocturnă — crepusculară — sensibilitatea maximă o au regiunile periferice ale retinei, unde se află numai celule cu bastonașe (la om, în număr de cîteva sute de milioane).

Lungimea de undă a radiațiilor luminoase trebuie să fie cuprinsă între 394 și 442 milimicroni înspre lungimile de undă scurtă și 647—723 milimicroni înspre lungimile de undă mari.

Fasciculul luminos să acționeze un anumit timp, suficient să declanșeze reacțiile motoare, bioelectrice și fotochimice din retină.

Sensibilitatea vizuală a omului este superioară celeia a cîinelui, animal care nu percepe aproape deloc culorile. Acuitatea vizuală a omului este tot așa de mare ca și aceea a maimuței *Macacus rhesus* și a cimpanzeului; acesta din urmă distinge culorile aproape tot așa de bine ca și omul, chiar în zona roșului.

Adaptarea. Sensibilitatea ochiului poate varia între limite destul de largi în funcție de intensitatea luminii. Fiecare dintre noi știe că, trecînd dintr-o cameră întunecată în una luminată, la început, o sursă de lumină slabă pare neobișnuit de puternică și „ne orbește”; abia după un timp oarecare reușim să vedem clar obiectele. De asemenea, cînd trecem dintr-o încăpere luminată în una întunecată, la început nu vedem nimic; numai după un anumit timp reușim să distingem obiectele. *Adaptarea la lumină sau la întuneric* cere deci un anumit timp, care este de 15—30 minute la omul normal.

Persistența imaginilor pe retină. Dacă fixăm cu privirea un obiect luminos (un bec electric) și apoi închidem ochii, putem vedea clar o imagine corespunzătoare excitantului; aceasta înseamnă că excitația apărută în analizorul optic nu dispare odată cu încetarea acțiunii excitantului, ci mai rămîn așa-numitele *urme optice*. Acestea pot fi pozitive (cînd coincid exact cu excitantul real) sau negative (cînd prezintă raporturi inverse; punctele luminoase devin întunecate, iar cele întunecate devin luminoase). Durata urmelor optice depinde de durata excitării, de suprafața excitată a retinei și mai ales de intensitatea de iluminare: după excitații luminoase puternice ele pot persista timp de cîteva minute. Chiar și licăririle luminoase foarte scurte lasă urme optice; dacă frecvența licăririlor crește, se ajunge la o anumită valoare a acesteia, pentru care senzația produsă este a unei lumini uniforme — continue. Frecvența aceasta minimă se mai numește *frecvența critică a licăririlor*. De aceasta ne putem convinge fie aprinzînd și stingînd repede două becuri electrice, fie rotind cu viteză din ce în ce mai mare un disc cu zone albe ce alternează cu zone negre; de la o vreme (peste o anumită viteză de rotire) discul apare colorat uniform în cenușiu.

Ochiul nu percepe deloc întreruperile dintre imaginile succesive ale unui film proiectat pe ecran, care se mișcă cu viteza de 18 imagini pe secundă.

Senzația luminoasă care apare este strâns legată de zona retiniană asupra căreia acționează fasciculul luminos. Senzațiile pot fi numai luminoase și fără culoare (senzații acromatice) sau pot fi luminoase și colorate (senzații cromatice).

Sensibilitatea acromatică — vederea scotopică, vederea crepusculară — nocturnă și în amurg — se realizează cu ajutorul bastonașelor, răspândite în tot cuprinsul retinei în număr mare, afară de pata galbenă, unde aproape lipsesc complet. Vederea cu ajutorul bastonașelor se caracterizează printr-o mare sensibilitate la lumină și prin imposibilitatea de a distinge culorile. Obiectele se disting acum după volum și după mișcările lor.

Sensibilitatea cromatică — vederea fotopică. Vederea diurnă se realizează cu ajutorul celulelor cu conuri, răspândite în număr foarte mare în pata galbenă a retinei. Imaginile sînt clare și colorate.

La *mamiferele nocturne* (liliac, arici, cîrțiță), conurile lipsesc aproape complet și sînt în număr mic la păsările nocturne. Dimpotrivă, *păsările diurne* și mai ales acelea care se hrănesc cu insecte puternic și viu colorate, au un număr de conuri mai mare decît mamiferele diurne și chiar decît omul; găina are numai conuri și din această cauză este lipsită de vederea crepusculară („orbul găinilor”).

Obiectele sînt văzute datorită luminii pe care o emit sau datorită luminii care se reflectă de pe suprafața lor. Senzațiile optice luminoase pe care le determină obiectele privite depind atît de natura sursei luminoase, cît și de componența razelor reflectate.

Un obiect iluminat apare *alb* atunci cînd reflectă în mod egal toate radiațiile vizuale; el apare *negru* atunci cînd le absorbe. Cînd absoarbe incomplet toate radiațiile luminoase, corpul apare colorat în *cenușiu* mai închis sau mai deschis după cantitatea razelor luminoase absorbite și a celor reflectate. Atunci cînd din fasciculul luminos complex un obiect reflectă numai razele cu o anumită lungime de undă, iar pe celelalte le absoarbe, apare *colorat* în una din culorile spectrului: 647—723 milimicroni, roșu; 585—647 milimicroni portocaliu; 492—585 milimicroni, verde; 492—455 milimicroni, albastru; 424—455 milimicroni, indigo; 397—424 milimicroni, violet.

Cînd o soluție sau un obiect lasă să treacă lumina prin el se zice că este un corp transparent; dacă el primește un fascicul de lumină albă și-l lasă să treacă neschimbat, el este transparent și incolor; cînd absoarbe unele radiații și lasă să treacă numai pe cele cu o anumită lungime de undă este transparent și colorat (culoarea corespunzătoare radiațiilor neabsorbite).

Deci senzația luminoasă colorată care apare depinde de compoziția calitativă a fasciculelor luminoase ce impresionează ochiul. Omul recunoaște cam 150 de culori diferite.

Senzațiile luminoase colorate care apar, se caracterizează prin: ton, luminozitate și puritate.

Tonul (culoarea) depinde de lungimea de undă a radiațiilor ce compun fasciculul luminos. Ochiul nu este capabil să distingă dacă fasciculul luminos este compus din raze de aceeași lungime de undă sau dacă este un amestec. Așa senzația de verde este dată și de un fascicul omogen de raze de 500 mμ și de un fascicul complex ce cuprinde radiații de 570 și 450 mμ în anumită proporție. Dacă însă fiecare din lungimile de undă ale fasciculului complex acționează asupra ochiului separat, ele dau senzația de galben (570 milimicroni) și senzația de albastru (450 milimicroni).

Luminozitatea (sau strălucirea culorilor) ar depinde de amplitudinea oscilațiilor) adică de energia pusă în joc. O luminozitate excesivă produce o senzație dezagreabilă care declanșează o serie de reacții de apărare: închiderea pleoapelor, întoarcerea capului sau punerea mâinii drept paravan.

Dacă se compară între ele diferite culori spectrale, constatăm că unele sînt mai luminoase, pe cînd altele sînt mai întunecoase: cele mai luminoase sînt culorile galben-verzui, iar cele mai închise sînt cele roșii, pe urmă cele violete și albastre.

Sensibilitatea luminoasă a ochiului pentru culorile spectrului, așa cum se vede și din figura 78, este maximă pentru culorile galben. De o parte și de alta a spectrului — spre capătul roșu și spre cel violet — sensibilitatea scade; de asemenea, ea se modifică în funcție de intensitatea luminii: în amurg tonul culorilor nu se mai distinge, iar sensibilitatea maximă este deplasată în zona albastrului.

Cînd intensitatea luminii este mare, culorile devin albicioase, gălbui: cel mai mult se modifică culoarea violet, iar cel mai puțin, culoarea roșie.

Puritatea culorilor sau gradul de saturație a unei culori depinde de cantitatea mai mare sau mai mică de lumină albă pe care o conține. Dacă la culoarea verde, galbenă sau roșie se adaugă alb sau negru, se obține o nuanță mai luminoasă sau mai închisă a aceleiași culori.

Contrastul simultan și succesiv. Senzațiile luminoase colorate nu depind numai de componența cantitativă și calitativă a fasciculelor de lumină, ci și de condițiile în care se face perceperea lor (Planșa I).

Două imagini distincte, formate simultan pe retină, fac ca deosebiriile dintre ele să apară mai accentuate: așa, un pătrat cenușiu pus pe un fond negru apare mai deschis decît atunci cînd este pus pe un fond alb. Două obiecte de culoare foarte apropiată, privite separat, parcă au aceeași culoare; privite deodată ele apar net diferit colorate.

Un disc colorat cenușiu, pus și privit pe un fond roșu, apare ușor verzui; pe un fond albastru va căpăta o nuanță gălbuie.

Acesta este fenomenul *contrastului simultan*.

Pentru fiecare dintre culorile spectrale este o altă culoare care amestecată cu prima în anumite proporții dă culoarea albă

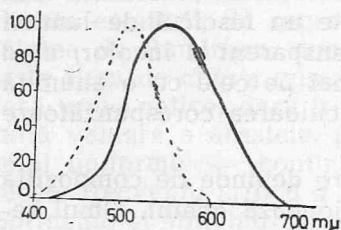


Fig. 78. Curba sensibilității receptorului vizual pentru lumina colorată.

— sînt *culori complementare* (roșu cu albastru-verzui; portocaliu-galben cu albastru deschis; galben-verzui cu albastru violet; verde-gălbui cu albastru închis).

Dacă după ce am privit un anumit timp o suprafață colorată ne aruncăm privirea pe o suprafață albă, aceasta pare să aibă o culoare complementară culorii paravanului privit (pentru roșu apare verde).

Dacă suprafața a doua privită nu este albă ci are o culoare complementară culorii primului paravan, ea apare acum mult mai saturată, mai pură. Acesta este fenomenul *contrastului succesiv*.

Cecitatea pentru culori. Incapacitatea de a recunoaște culorile corect, este cunoscută sub numele de *daltonism*. Aceasta este destul de frecventă: se întâlnește la 9% dintre bărbați și 2% dintre femei; în cele mai multe cazuri nu se poate percepe culoarea roșie; aceștia confundă roșul închis cu negrul.

Mecanismul vederii culorilor. După teoria emisă de Young—Helmholtz—Maxwell, așa-numita *teorie a tricomponentei*, celulele cu conuri sînt sensibile în mod diferit la trei culori fundamentale: roșu — verde — violet. Un fascicul de lumină albă, solară, excită în mod egal cele trei categorii de conuri și dă senzația de culoare albă (fig. 79). Un fascicul de lumină roșie excită puternic conurile sensibile la roșu și foarte slab sau deloc pe celelalte două categorii; fasciculul de lumină verde excită puternic conurile sensibile la verde și slab pe celelalte; un fascicul violet excită puternic conurile sensibile la violet și slab pe celelalte. De asemenea, un fascicul luminos care excită puternic conurile pentru roșu și verde și excită slab pe cele pentru violet, dă o altă culoare decît cele trei culori fundamentale, anume galben.

Teoria tricomponentei explică foarte bine perceperea amestecurilor culorilor și cazurile de cecitate față de unele dintre ele. Ea nu explică în mod satisfăcător fenomenele contrastului și alte fenomene.

Cu toate că analizele micro-spectrofotometrice confirmă existența celor trei categorii de fotoreceptori, problema fundamentală rămîne aceea de a ști cum informația de culoare pe care ei o înregistrează poate fi transmisă sub formă identificabilă la cortexul vizual și cum are loc, la nivelul acestuia, decodajul.

Acuitatea vizuală exprimă capacitatea de a distinge separat imaginile a două puncte situate foarte aproape unul de altul. De valoarea acuității vizuale depinde și capacitatea de a aprecia cele mai fine detalii de formă ale obiectelor sau figurilor studiate vizual. Dacă mediile refringente ale ochiului funcționează normal, acuitatea vizuală depinde de particularitățile structurale și funcționale ale retinei; ea atinge valoarea maximă pentru imaginile formate pe pata galbenă. Valoarea medie la om este de 1 minut, iar cea maximă de 24 secunde.

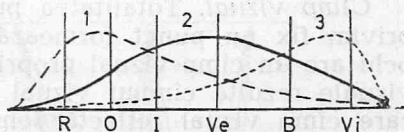


Fig. 79. Schema teoriei tricomponentei privitoare la recepționarea luminii colorate:
1 — sensibilitatea pentru roșu; 2 — verde;
3 — violet.

Cîmp vizual. Totalitatea punctelor pe care le vedem atunci cînd privim fix un punct formează cîmpul vizual. Fiecare dintre cei doi ochi are un cîmp vizual propriu; din suprapunerea celor două cîmpuri vizuale rezultă cîmpul vizual unic al omului sau al animalelor. Fiecare cîmp vizual reflectă sensibilitatea retinei și din această cauză determinarea lui are mare importanță pentru activitatea oamenilor.

Vederea binoculară. Vederea obiectelor se face la om și la mamifere simultan cu ambii ochi și din această cauză se cheamă binoculară. Vederea aceasta permite o apreciere mai bună, mai precisă, mai detaliată a formei, a reliefului, a adîncimii și a distanței (vederea în relief sau vederea stereoscopică).

Pentru ca vederea binoculară să se realizeze în condiții normale, trebuie ca imaginile să se formeze în regiunile corespunzătoare ale celor două retine. Drept puncte identice trebuie să considerăm pata galbenă din fiecare retină, precum și toate punctele de pe retină care se găsesc la aceeași distanță și în aceeași direcție de pata galbenă. Mișcarea adecvată a globilor oculari este asigurată datorită funcționării strict sinergice a mușchilor ochilor. Dacă în timp ce privim un obiect comprimăm unul din globii oculari vedem imaginea dublă a obiectului, pentru că acum, în urma deformării globului ocular comprimat, imaginile obiectului nu se mai formează în regiuni simetrice corespunzătoare ale celor două retine.

Mecanismul mișcărilor ochilor. Fiecare glob ocular este astfel articulat încît poate face o mare varietate de mișcări sub acțiunea mușchilor ce se inseră cu un capăt pe scheletul orbital, iar cu celălalt capăt de globul ocular (fig. 80).

Mișcărilor acestor mușchi sînt astfel coordonate încît ambii globii oculari se mișcă perfect simultan: coordonarea este realizată prin cele trei perechi de nervi cranieni: oculomotorul comun (III), pateticul (IV) și oculomotorul extern (VI).

Aparatul motor al ochiului, alături de retină, joacă un rol important și în aprecierea mărimii obiectelor și a vitezei lor de deplasare.

Sensibilitatea vizuală la insecte. Analizorul vizual al mamiferelor și în special acela al omului, reprezintă forma cea mai evoluată, cea mai complexă ca structură și funcțiune, din toată seria animală.

În forma lui cea mai primitivă, la nevertebratele inferioare receptorul vizual este reprezentat de către celulele fotosensibile diseminate neuniform în structura tegumentului lor, sau unite în petele oculare, printre celulele de susținere.

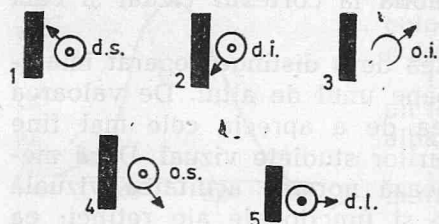


Fig. 80. Acțiuni musculare asupra globilor oculari.

La *Alciop*e și *Sepia* găsim un ochi cu o structură destul de complexă. De asemenea ochiul compus — ochiul fațetat al artropodelor (insecte, crustacei etc.) are o structură și un mod de funcționare complex.

Ochii insectelor — ochi compusi — constituiți dintr-un număr foarte mare de omatidii, dispuse în așa fel încît formează între ele un

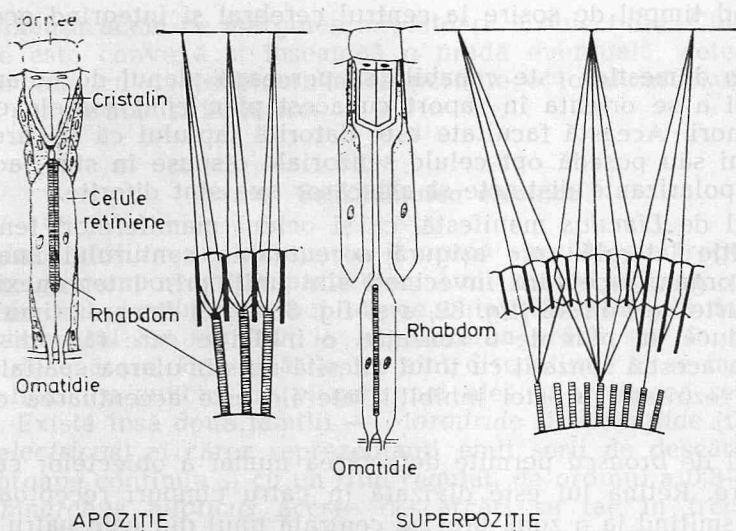


Fig. 81. Schema mecanismului vederii prin apoziție și superpoziție la insecte :

cîmpurile nucleate și punctate reprezintă celulele pigmentare.

anumit unghi, sînt excitate în mod egal de fasciculele de lumină ce vin de la obiectele din cîmpul vizual.

Fiecare omatidie reprezintă un sistem optic și senzitiv foarte complex, capabil să recepționeze nu numai diferențele de intensitate luminoasă, ci și forma obiectelor și culoarea lor (așa cum au arătat experiențele de realizare a reacțiilor reflexe condiționate, la anumite flori sau vase colorate, făcute cu albine).

În perceperea fasciculelor luminoase un rol important joacă rhabdomul: sub acțiunea luminii, în acesta se petrec o serie de reacții chimice din care rezultă substanțe ce excită celulele sensibile, retiniene.

Ochii compuși ai insectelor (ca și ai crustaceilor) funcționează după două mecanisme de bază: *vederea prin apoziție* și *vederea prin superpoziție* (schema lor este dată în fig. 81).

Vederea prin apoziție reprezintă mecanismul vizual al insectelor (și crustaceilor) adaptate la vederea diurnă. Imaginile obiectelor ar rezulta din alăturarea imaginilor diferitelor puncte care se formează separat în fiecare omatidie.

Vederea prin superpoziție reprezintă mecanismul vizual al insectelor (și crustaceilor), adaptate la vederea nocturnă; imaginea diferitelor puncte se formează prin participarea mai multor omatidii.

Fotorecepția și recunoașterea formelor. Sensibilitatea vizuală este aproape universal prezentă în lumea animalelor, dar capacitatea de recunoaștere a formelor și de detectare a mișcării s-a dezvoltat și perfecționat doar în cadrul a trei încrengături: artropode, moluște și vertebrate.

Ochiul compus al coleopterului *Chlorophanus* percepe deplasările înregistrînd semnalele luminoase care parvin la fiecare fațetă oclară,

comparînd timpul de sosire la centrul cerebral și integrînd aceste informații.

Albina domestică este capabilă să perceapă planul de polarizare a luminii și a se orienta în raport cu acest plan cînd soarele este ascuns în nori. Această facultate este datorită faptului că fiecare fațetă a ochiului său posedă opt celule senzoriale dispuse în stea, acoperite de lame polarizante distincte și ale căror axe sînt diferite.

Ochiul de *Limulus* manifestă, ca și ochiul mamiferelor, fenomenul de inhibiție laterală care asigură accentuarea conturului imaginilor. În acest organ, receptorii învecinați sînt uniți prin interconexiuni laterale foarte dezvoltate (fig. 82, a și fig. 82, b) și fiecare stimulare locală produce, în plus de o senzație, o inhibiție care face distribuția spațială a acestei senzații cu totul diferită de stimularea spațială a stimulului; rezultatul acestei inhibiții laterale este accentuarea contrastelor.

Ochiul de broască permite detectarea numai a obiectelor care sînt în mișcare. Retina lui este divizată în patru cîmpuri receptoare, fiecare transmițînd la o zonă precisă centrală unul din cele patru mesaje următoare: detectarea contrastului, detectarea convexităților, detectarea marginilor în mișcare, detectarea umbrelor. Viteza de conducere a influxurilor și deschiderea cîmpurilor sînt specifice pentru fiecare cîmp receptor.

Cînd un obiect trece în cîmpul vizual, întunecarea antrenează un răspuns al receptorilor de umbră care este transmis foarte rapid la creier și provoacă punerea sa în stare de activitate; „atenția” animalu-

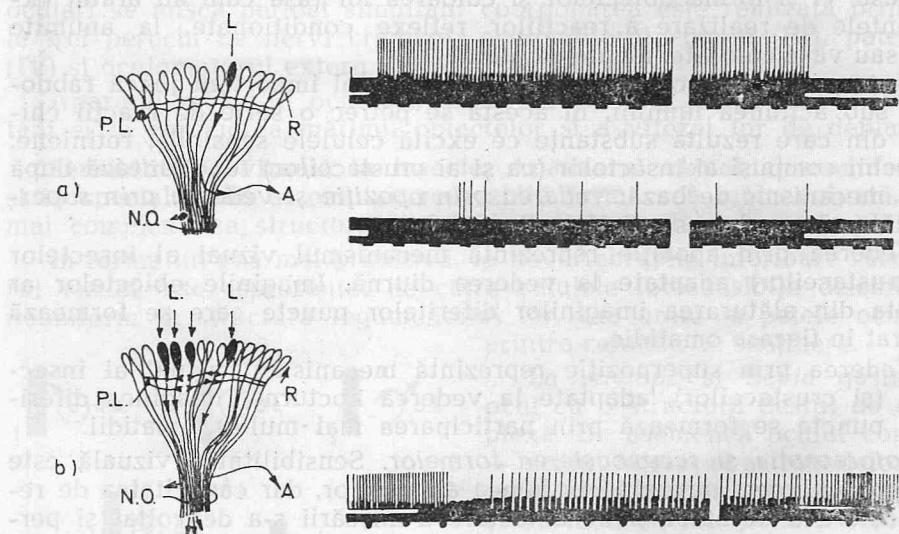


Fig. 82. Înregistrarea potențialelor de acțiune dintr-o omatidie (A) excitată cu lumină (L) constantă, din ochiul de *Limulus* (a); (b) inhibarea omatidiei excitate, prin stimularea concomitentă și a altor omatidii din același ochi:

R — celule retiniene; P.L. — plexus de fibre laterale; N.O. — nerv optic (după E. Florey).

lui se fixează acum pe marginea mișcătoare a obiectului. Când această margine este convexă și înseamnă o pradă eventuală, detectorul de margine netă cu o deschidere mică permite o localizare suficient de precisă pentru atac și înghițire.

2.3.3.11. Sensibilitatea electrică

În clasa peștilor un loc aparte îl ocupă speciile electrogene capabile de un comportament particular. Unii dintre aceștia, producând descărcări sub tensiuni ce pot atinge chiar 600 volți, le folosesc în comportamentul lor nutritiv, la imobilizarea prăzii sau în comportamentul de apărare. Descărcările lor sînt discontinue și se fac pe baza unor reflexe cu punctul de plecare mai ales în excitarea receptorilor vizuali. Există însă două familii — *Mormiride* și *Gimnotide* (fără *Gymnotus electricus*) ai căror reprezentanți emit serii de descărcări electrice aproape continue și cu un ritm regulat, de ordinul a 0,3—2,0 volți. La *Gymnarchus niloticus* aceste descărcări se fac în frecvența de

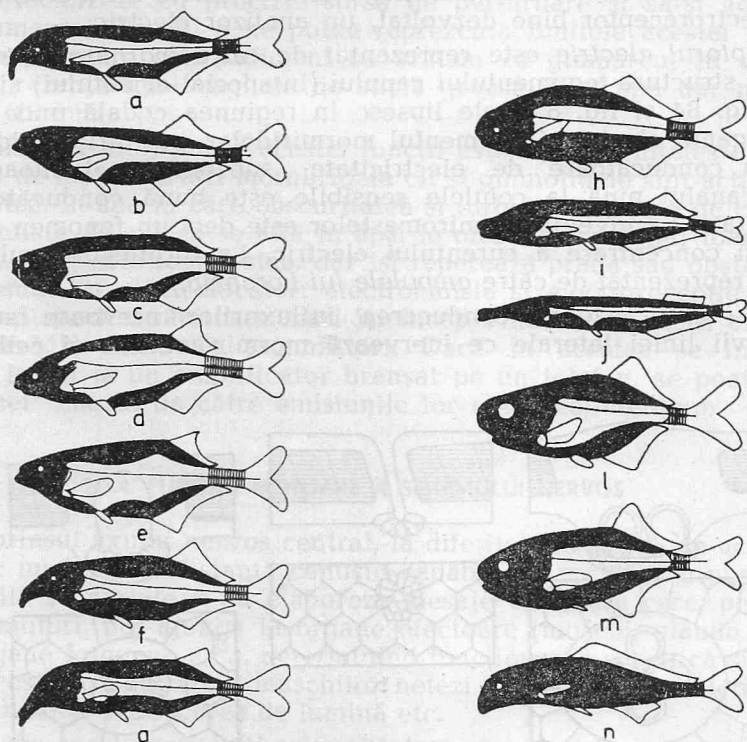


Fig. 33. Zonele electrorceptoare (cîmpul negru) la diferite specii de pești; zona hașurată reprezintă localizarea organului electric:

- a — *Gnathonemus petersii*; b — *Gnathonemus senegalensis*; c — *Gnathonemus niger*; d — *Gnathonemus moorii*; e — *Gnathonemus stanleyanus*; f — *Gnathonemus spec. II*; g — *Gnathonemus rhynchophorus*; h — *Marcusenius spec. II*; i — *Mormyrops deliciosus*; j — *Mormyrops zanclostris*; l — *Detrocephalus simus*; m — *Detrocephalus spec. I*; n — *Mormyrus cabaitus*.

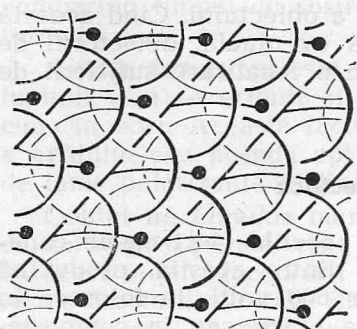


Fig. 84. Un cimp de mormiromaste și inervația lor de către ramuri ale nervului liniei laterale.

300/s.; la 28°C fiecare descărcare durează 1,3 milisecunde și este separată de următoarea prin 2,3 milisecunde. Câmpul electric astfel format este asemănător aceluia al unui dipol, ca în fig. 83, coada fiind negativă în raport cu capul animalului și liniile de forță converg toate la nivelul capului.

Experiențele întreprinse și calculul arată că *Gymnarchus* este capabil să decodeze un gradient de potențial de 0,3 microvolți (0,3 milionimi de volți/cm²), ceea ce ar corespunde, de-a lungul corpului peștelui, la o densitate de curent de a cincizecea mia parte de microamperi/cm²; un pește ca ghidrinul nu poate decela decât 110 microamperi/cm², iar boișteanul, 10 microamperi/cm².

Pe baze experimentale largi s-a putut conchide că la gimnarc și la membrii celor două familii amintite mai sus, există un mecanism senzitiv electroreceptor bine dezvoltat, un analizor electric.

Receptorul electric este reprezentat de către *mormiromastele* prezente în structura tegumentului capului (în special al botului) și al corpului (fig. 84 și fig. 85); ele lipsesc în regiunea codală unde se găsește organul electric. Tegumentul mormiridelor, straturile epidermice, sînt rău conducătoare de electricitate; substanța gelatinoasă care umple canalul pînă la celulele sensibile este bună conducătoare de electricitate. La nivelul mormiromastelor este deci un fenomen de conducție și concentrare a curentului electric. La torpile organul receptor este reprezentat de către *ampulele lui Lorenzini*.

Nervii care asigură conducerea influxurilor nervoase senzitive sînt nervii liniei laterale ce inervează mormiromastele și ceilalți re-

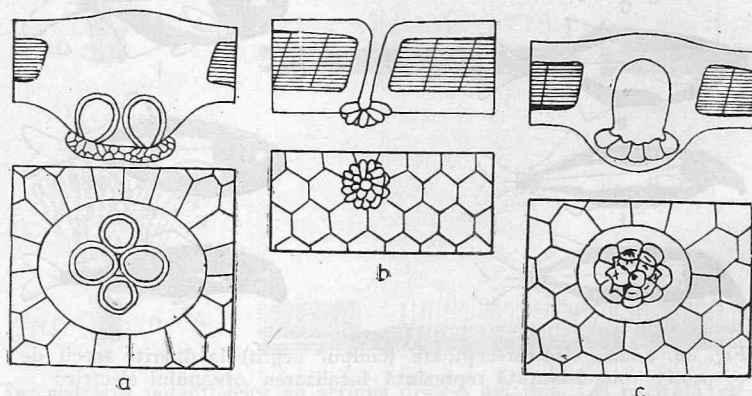


Fig. 85. Secțiune prin pielea unui Mormirid cu amplasamentul unui mormiromast; un canal plin cu mucus conduce la un grup de celule sensitive dispuse în diferite rozete (a.b.c).

ceptori electrici care nu sînt altceva decît organe senzoriale modificate, prezente la toți peștii în sistemul senzitiv al liniei laterale (fig. 84).

Centrii nervoși superiori ai sensibilității electrice se localizează la nivelul lobilor laterali care sînt puternic dezvoltati și acoperă o bună parte din restul encefalului.

Trebuie să menționăm că o specie a genului *Clarias*, deși nu posedă organe electrogene, are organe electroreceptoare foarte sensibile, cu ajutorul cărora ar detecta curenții electrice emiși de către prăzile sau dușmanii săi.

Excitantul adecvat este reprezentat de către variațiile ce se produc în intensitatea cîmpului electric al peștelui.

Peștii electrosensibili își mențin neschimbată orientarea cîmpului electric printr-o adaptare adecvată a locomoției lor. Astfel, gimnarcul înaintează în apă prin mișcări ondulatorie ale înotătoarei sale dorsale; *Protergus gymnotus* este propulsat de către mișcarea ondulatorie a înotătoarei codale care este foarte dezvoltată.

Orice obstacol sau animal din apa în care înotă acești pești provoacă o perturbare a cîmpului său electric; pe baza acesteia peștele poate să localizeze cu precizie sursa de perturbare și să-și adapteze comportamentul. Pentru a ne putea reprezenta limitele acestei performanțe de decelare este suficient să arătăm că gimnarcul în acvariu percepe prezența unei baghete de sticlă groasă de 2 mm dar nu și a uneia de 0,8 mm.

Semnificația biologică a acestei funcții este ușor de înțeles dacă ținem seama de faptul că atât mormiridele cît și gimnotidele sînt active numai noaptea, în ape în care obscuritatea și turbiditatea, dată de cantitățile însemnate de mîl ce se află în apă, le oferă un camuflaj foarte eficient. Văzul lor este foarte slab, dar își reperează prada sau obstacolele prin sistemul lor electrolocator: electroemisie și electrorecepție. Dimineața, cînd speciile răpitoare mari își încep vînătoarea, peștii electrici se refugiază în masă în ascunzători. Dacă în acestea se introduc electrozi legați la un amplificator bransat pe un telefon, se poate auzi un „zumzet” cauzat de către emisiunile lor electrice, continue.

2.3.4. FUNCȚIA MOTOARE A SISTEMULUI NERVOS

În cuprinsul axului nervos central, la diferitele niveluri ale acestuia, se găsesc nuclee de substanță cenușie capabili să prelucreze unele din informațiile senzoriale și să elaboreze mesaje efectoare care, pe calea nervilor motori, pot ajunge la organe efectoare (mușchi, glande secretoare, organe fotogene etc.), determinînd funcționarea specifică și adecvată a acestora: contracția mușchilor netezi sau a celor scheletici, secreția glandelor, producerea de lumină etc.

Unele din aceste activități asigură integrarea internă a organismului; altele, dimpotrivă, asigură echilibrarea acestuia cu mediul exterior — integrarea externă a lui.

În funcție de natura sistemului efector, vom face o subîmpărțire a centrilor motori în: *sistemul somato-motor* și *sistemul motor-vegetativ*.

Reflexele somato-motoare ale măduvei. În măduva spinării se găsesc nuclee de celule, în lipsa cărora anumite acte reflexe nu se pot realiza — sînt *centrii de reflexe*. Astfel, în regiunea cervicală se găseşte centrul nervului frenic, în regiunea cervicală şi toracică centrii activităţii muşchilor extremităţilor superioare şi muşchilor toracici, ai spatelui şi abdomenului; în regiunea lombară centrii activităţii muşchilor extremităţilor inferioare.

În măduva spinării sînt şi o serie de centri motori vegetativi, centri ai unor reflexe, la realizarea cărora participă şi sistemul nervos vegetativ. Aşa sînt centrii secreţiei sudorale, precum şi centrii vasoconstrictori şi vasodilatatori. În regiunea sacrală se găsesc centrii vegetativi de micţiune, defecaţie şi ai activităţii sexuale.

Din punct de vedere funcţional, măduva spinării apare ca un organ segmentar în care fiecare segment inervează o anumită regiune a corpului, mereu aceeaşi.

În general, în organismul mamiferelor şi al omului, fibrele aferente de la toţi receptorii pătrund în măduva spinării şi în bulb (formaţiunile cele mai vechi din punct de vedere filogenetic ale sistemului nervos central), afară de fibrele nervilor optici şi olfactivi. De asemenea, fibrele eferente, în totalitatea lor, îşi au originea în neuronii cuprinşi tot în aceste segmente nervoase centrale.

Pentru măduva spinării fibrele aferente sînt cuprinse în rădăcinile posterioare ale nervilor rahidieni, iar cele eferente (motoare) sînt cuprinse în rădăcinile anterioare ale nervilor rahidieni, aşa cum se poate demonstra pe broască ori pe ciine prin experienţa Bell—Magendie.

La o broască spinală (sau la un ciine; vezi pagina 155) se descoperă măduva spinării şi se izolează o rădăcină postero-senzitivă (care conduce centripet) şi o rădăcină antero-motoare (care conduce centrifug); se secţionează rădăcina posterioară (fig. 86) şi se excită între secţiune şi periferie; nu se observă nici un răspuns se excită apoi între locul secţionat şi măduvă: se observă contracţia unor muşchi, ceea ce arată că influxul de la locul excitat s-a condus la măduvă (prin rădăcina posterioară), de unde pe calea eferentă motoare s-a transmis o comandă la muşchi. Se secţionează rădăcina anterioară (fig. 86) şi se excită între secţiune şi periferie: se observă o contracţie a unor muşchi; dacă se excită între secţiune şi măduvă nu se înregistrează nici un răspuns. Ră-

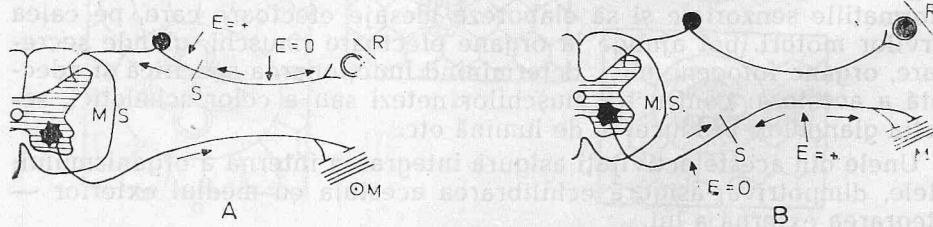


Fig. 86. Experienţa Bell—Magendie :

M.S. — măduva spinării; R — receptor; M — muşchi; S — locul secţiunii; E — zona excitată; A — pentru rădăcină dorsală; B — pentru rădăcină ventrală.

dăcinile posterioare conduc deci centripet influxuri excitatoare (sînt căi aferente); rădăcinile anterioare conduc centrifug influxuri motoare (sînt căi eferente). Fiecare pereche de rădăcini rahidiene corespunde unui segment medular.

Această dispoziție segmentară, *metamerică*, a fibrelor nervoase cu originea în măduva spinării, nu trebuie considerată însă în mod mecanic. Trebuie să spunem că fibrele nervoase din rădăcina posterioară a unei perechi de nervi rahidieni nu inervează numai receptorii metamerului corespunzător, ci și metamerele supra- și subiacente.

În organismul normal, activitatea reflexă a măduvei se află în permanență sub influența segmentelor superioare ale axului cerebrospinal. Din această cauză, pentru a putea urmări activitatea reflexă a măduvei se practică separarea ei de bulb prin secționare sau prin congelare a unei porțiuni restrînse.

Animalul astfel preparat este un *animal spinal*. Imediat după secționare se observă o modificare a stării funcționale a măduvei spinării, care constă în inhibarea temporară a activității ei reflexe; această stare de tulburare funcțională se numește *șoc spinal*.

Cu cît animalul supus operației posedă un sistem nervos mai dezvoltat, cu atît fenomenele de șoc au o durată mai lungă și sînt mai accentuate: la broască, după decapitare, activitatea reflexă a măduvei spinării se restabilește la cîteva zeci de minute; la cîine durata de restabilire a reflexelor simple este de cîteva ore, iar a celor complexe de cîteva săptămîni; la maimuțe reflexele simple reapar după cîteva zile, iar cele complexe după cîteva luni; la om se crede că se restabilesc după cîteva ani.

Primele reflexe care se restabilesc sînt acelea de flexiune, iar cele care se restabilesc mai greu reflexele de extensie.

Un lucru trebuie accentuat: în cursul instalării șocului spinal nu dispar numai reflexele pur medulare, ci și cele viscerale. Așa, după secționarea măduvei spinării crește tonusul sfîncterului uretral la om, la maimuță și chiar și la broască, din care cauză, pentru un anumit timp, nu se produce evacuarea spontană a urinei din vezică. De asemenea, după secționarea măduvei se observă imediat relaxarea accentuată a sfîncterului rectal și deschiderea orificiului anal; revenirea se face după săptămîni și chiar luni.

Legile reflexelor. Pe un animal spinal se pot studia reflexele medulare. Este deja clasic faptul că între mărirea unui excitant exteroreceptiv și răspunsul obținut este o relație directă. Această constatare a și fost formulată sub denumirea de „legile reflexelor” de către Pflüger. Ele vor fi studiate în cadrul lucrărilor practice de laborator (v. pag. 103 și fig. 43.).

Tipurile de reflexe medulare. După caracteristicile lor, reflexele somato-motoare spinale se pot grupa în următoarele categorii: a) *reflexe de flexiune*; b) *reflexe de extensie încrucișată*; c) *reflexe miotatice*.

a) *Reflexele de flexiune* apar ca și o flectare a unui membru în urma excitării unei zone exteroreceptoare de la nivelul acestuia: flectarea gambei față de coapsă, ca urmare a excitării tegumentului labei corespunzătoare. Ea rezultă din excitarea mușchiului flexor și inhibarea celui extensor, antagonist lui. Din punct de vedere biologic, apare ca o

reacție de apărare elementară și o componentă a mecanismului locomoției.

Ca urmare a faptului că arcul reflexului este format din mai mulți neuroni, răspunsul se caracterizează prin tendința de iradiere la un număr mare de mușchi și tendința de a se prelungi, după încetarea acțiunii stimulatoare, pînă la 60—70 miimi de secundă, ca urmare a descărcărilor ulterioare ce au loc în neuronii intercalari.

Mecanismul intim de realizare a acestor reflexe (fig. 87) evidențiază capacitatea integratoare, elementară însă, a măduvei spinării.

b) *Reflexele de extensie încrucișată* asigură extensia tonică a membrului opus concomitent cu flectarea unui membru. Ușor de obținut la mamifere spinale, el se realizează pe baza inervației reciproce a centrilor nervoși. Semnificația biologică a lor apare evidentă dacă se observă mersul patruped, cînd membrul în extensie preia și susține greutatea corpului, în timp ce simetricul lui este flectat; același lucru și la animalul în nemișcare. Se deosebește de reflexul de flexiune prin următoarele: timpul reflexului este mai lung, de 40—100 miimi de secundă față de 9—12 miimi; descărcarea ulterioară este mai lungă, contracția persistînd zecimi de secundă după încetarea stimulării; evoluția contracției musculare marchează o prelungire a fazei ascendente. Originea acestor deosebiri trebuie căutată în structura arcului reflex ce cuprinde un număr mai mare de neuroni intercalari.

c) *Reflexele miotatice* — reflexele după distensie — reflexe medulare proprioceptive — asigură contracția unui mușchi ca urmare a unei tracțiuni exercitate asupra lui și care determină o alungire. Este suficient ca alungirea să reprezinte 0,8% din lungimea lui inițială pentru ca

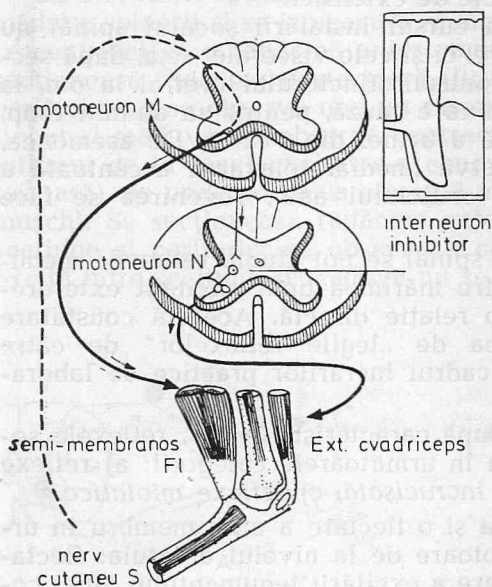


Fig. 87. Schema mecanismului de integrare a reflexului flexor cu cel extensor.

să asigure excitarea fusurilor neuromusculare sau neurotendinoase Golgi, apariția mesajelor informaționale aferente, care, la nivelul motoneuronilor α , va asigura traducerea acestuia într-un mesaj efector transmis fibrelor musculare principale ce se contractă (fig. 88). Exemplu tipic de reflex miotatic este „reflexul rotulian”: extinderea bruscă a gambei față de coapsă, cu aruncarea labei înainte, ca urmare a lovirii bruște a tendonului cvadriiceps sau rotulă, cînd piciorul este suprapus peste celălalt. Durata reacției poate să fie scurtă — *fazică* — sau îndelungată — *statică* — în funcție de timpul cît se exercită distensia.

Arcul reflexului miotatic este monosinaptic, format dintr-un neuron senzitiv cu fibre groase, în conexiune directă cu motoneu-

ronul α fără să existe deci un neuron intercalar. Ca urmare, aceste reflexe prezintă o serie de particularități foarte importante pentru sarcinile realizate de ele în organism. Astfel, timpul reflexului este scurt (de 6—9 miimi de secundă); descărcările ulterioare lipsesc; nu apare tendința de lărgire a ariei efectoare, ci ea cuprinde numai mușchiul al cărui tendon a fost întins; oboseala se instalează greu, ca și fenomenul de adaptare.

Excitantul natural este gravitația ce acționează sub forma greutății diferitelor segmente corporale asupra mușchilor extensori în special, realizând astfel tonusul postural atît pentru corpul în nemișcare, cît și în timpul deplasării lui — aceasta și este funcția esențială a reflexelor miotatice.

Reflexul de scărpinat, prezent la mamifere, face parte din categoria „reflexelor spinale lungi”. Dacă la un câine spinal (la câteva luni de la secționarea măduvei) se aplică o stimulare (o ușoară tracțiune a părului) într-o regiune dorsală sau pe unul din flancuri, se provoacă o reacție de scărpinare cu piciorul posterior ipsilateral — mișcări ritmice de flexiune și extensie, la nivelul șoldului, genunchiului și a gleznei; ritmul scărpinatului este independent de ritmul stimulării.

Reglarea activității reflexe medulare. Prin mecanismele funcționale proprii, măduva spinării poate realiza un anumit grad de integrare motoare, ceea ce se reflectă în posibilitățile pe care le au animalele spinale de a efectua unele mișcări cu un anumit grad de complexitate.

La animalul normal însă centrul superior exercită o acțiune de reglare asupra reflexelor medulare (fig. 89). Această activi-

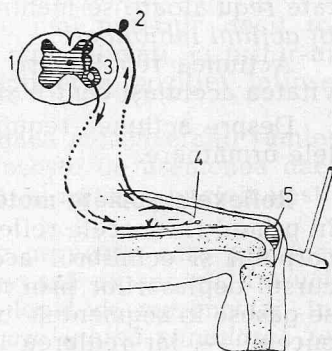


Fig. 88. Schema arcului reflexului rotulian;

1 — măduva spinării; 2 — neuron senzitiv; 3 — neuron motor; 4 — mușchiul extensor cvadriiceps; 5 — rotula.

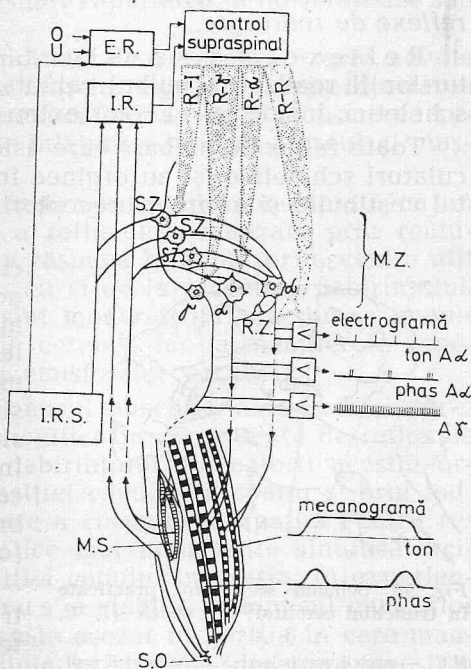


Fig. 89. Schemă ce arată rolul centrilor motori medulari (M.Z.) în reglarea activității musculare și controlul supraspinal:

E.R. — extrerorecepție vizuală (O) și auditivă (U); I.R. — interorecepție prin fusurile musculare (M.S.) sau tendinoase (S.O.); I.R.S. — alte surse receptoare; R.I. — reglaj interneuronal; R- α , R- γ — reglaj alfa și gama; R-R — reglaj Renshaw; R.Z. — celule Renshaw; α și γ — motoneuronii spinali alfa și gama; S.Z. — neuroni intermediari (după W. Rüdiger).

tate regu latoare se manifestă sub două moduri: a) *acțiuni facilitatoare*; b) *acțiuni inhibitoare*.

Acțiunea regu latoare facilitatoare sau inhibitoare se referă la activitatea aceleiași centru și nu la centrii diferiți.

Despre acțiunea regu latoare supramedulară se va discuta în capitolele următoare.

Reflexele somato-motoare ale trunchiului cerebral. Aici cuprindem, în primul rând, acele reflexe care asigură menținerea poziției normale a corpului și echilibrul acestuia, atît în stările de nemiscare, cît și în cursul deplasărilor prin mers, fugă, sărituri etc. Centrii acestor reflexe se găsesc în segmentele trunchiului cerebral — bulb, protuberanță, mezencefal —, iar reglarea lor este realizată de corpii striați intraemisferici, de cerebel și de cortexul cerebral motor.

Reflexele somato-motoare ale trunchiului cerebral au ca efectori aceleași organe musculare somatice ca și reflexele spinale însă modul și gradul de asamblare a acestora este mai complex, corespunzător complexității reflexelor în care sînt implicate.

Reflexele somato-motoare ale trunchiului cerebral se grupează în: *reflexe statice* și *reflexe stato-kinetice*.

Reflexele statice. Această categorie de reflexe asigură luarea și menținerea unor atitudini și poziții ale corpului în repaus. Realizarea lor se face pe baza informațiilor senzoriale ce iau naștere în zonele receptoare vestibulare sau în proprioreceptorii musculari cervicali, la care se mai adaugă și receptorii vizuali în cazul unor mamifere.

La rîndul lor reflexele statice se pot împărți în: *reflexe de postură*; *reflexe de redresare*.

Reflexele de postură. Rolul principal de integrare a posturilor îl realizează bulbul rahidian prin reglarea tonusului mușchilor scheletici, în special al celor extensori.

Toate reflexele bulbare care asigură reglarea tonusului întregii musculaturii scheletice își au originea în excitațiile care se produc în aparatul vestibular și în proprioreceptorii mușchilor cefei.

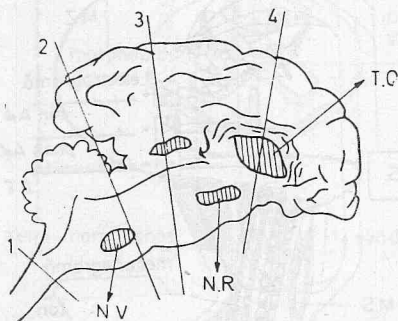


Fig. 90. Schema secțiunilor practicate în trunchiul cerebral¹ de pisică (1, 2, 3, 4):

N.V. — nucleii vestibulari; N.R. — nucleii roșii;
T.Q. — tuberculii cvadrigemeni.

Dacă extirpăm creierul împreună cu mezencefalul și cu nucleii roșii ai acestuia, păstrînd bulbul neizolat de măduva spinării (fig. 90), se produce, la mamifere, o contracție puternică a mușchilor extensori, care durează ore și zile. Extremitățile acestor animale sînt extinse și le putem numai cu greu îndoi. Mușchii cervicali care extind capul sînt contractați, coloana vertebrală este extinsă cu arcul în sus (*opistotonus*).

Astfel toți mușchii a căror contracție se opune forței gravitației (extensorii) se găsesc, după separarea bulbului de mezencefal, în stare de

contractie tonica îndelungată — *rigiditatea de decerebrare*. În rigiditatea de decerebrare, tonusul extensorilor este mai puternic decât tonusul flexorilor, dar nici aceştia din urmă nu sînt relaxaţi, ci printr-un anumit grad de contractie contribuie la menţinerea poziţiei întinse, ţepene a extremităţilor.

Rigiditatea de decerebrare nu se produce dacă mezencefalul rămîne în legătură naturală cu bulbul (fig. 90); ea lipseşte de asemenea dacă se separă bulbul de măduvă (fig. 90) sau dacă se extirpă nucleii vestibulari din bulb.

Ar rezulta de aici că în bulb există celule nervoase care pot duce la excitarea neuronilor motori spinali ce inervează extensorii. Întrucît rigiditatea nu se instalează dacă bulbul este legat de mezencefal, înseamnă că *din mezencefal pornesc influxuri care inhibă stimularea reflexelor extensoare cu originea în bulb*.

La om şi la maimuţele superioare, intensificarea tonusului extensorilor extremităţilor inferioare se observă numai în urma leziunii zonei motoare a scoarţei emisferelor cerebrale, de partea corpului opusă leziunii. În aceste condiţii, în extremităţile superioare este de asemenea intensificat tonusul muşchilor flexori. La om, în urma leziunilor mezencefalului, tonusul extensorilor creşte mai mult decât în cazul leziunilor numai ale scoarţei: această creştere a tonusului se extinde în parte şi asupra extremităţilor superioare.

Un rol însemnat în apariţia tonusului exagerat al extremităţilor îl joacă activitatea reflexă a nucleului vestibular, la care vin fibrele aferente de la aparatul vestibular al urechilor (utriculă, saculă şi canalele semicirculare). Extirparea nucleului vestibular şi în special a zonei numită nucleul lui Deiters, diminuează mult rigiditatea de decerebrare sau o înlătură complet.

De asemenea, pentru apariţia rigidităţii de decerebrare este nevoie ca la bulb să ajungă impulsuri de la muşchii extensori. Prin injectarea în aceşti muşchi a unei soluţii de novocaină sau prin secţionarea rădăcinilor posterioare corespunzătoare înlăturăm tonusul crescut al muşchilor extensori.

În consecinţă, rigiditatea de decerebrare trebuie considerată ca un rezultat al intensificării nenormale a reflexelor, realizată prin reunirea activităţii măduvei şi bulbului ca răspuns la impulsurile venite atît de la receptorii muşchilor extensori, cît şi de la receptorii labirintului. La animalul normal aceste reflexe sînt moderate prin acţiunea impulsurilor care apar în mezencefal şi în cerebel, iar la mamiferele superioare, în special la om, în scoarţa emisferelor cerebrale.

— Reflexele tonice labirintice. Tonusul muşchilor extensori (şi într-o anumită măsură şi al flexorilor) se modifică în dependenţă de reflexele cu punctul de plecare în receptorii labirintului. Receptorii acestui organ sînt excitaţi prin schimbarea poziţiei capului în spaţiu şi prin modificarea bruscă a vitezei de deplasare a corpului în spaţiu. Pentru reglarea tonusului musculaturii scheletice mai importante sînt însă excitaţiile provocate de schimbarea poziţiei capului în spaţiu. În experienţele pe animale decerebrate, Magnus a stabilit că tonusul muşchilor extensori este maxim cînd animalul este aşezat în poziţia în care mandibula face un unghi de 45° cu linia orizontală, deasupra acesteia

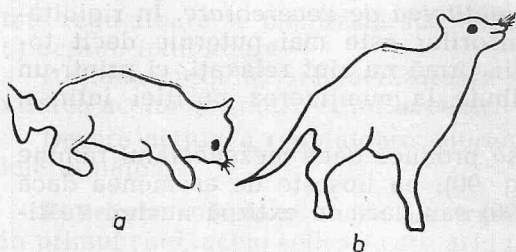


Fig. 91. Postura de așteptare (a) și de pindă (b) la pisică.

(fig. 91). În alte poziții ale capului, tonusul extensorilor scade; el este minim atunci când animalul, fiind așezat cu spatele în sus, mandibula face un unghi de 45° sub orizontală (fig. 91).

Reflexele cu punctul de plecare în receptorii labirintici s-au mai numit și *reflexe tonice labirintice*.

— Reflexele tonice cervicale. Tonusul musculaturii scheletice și în special ale extensorilor, mai este influențat însă și de excitarea receptorilor mușchilor cervicali.

De obicei schimbarea poziției capului în spațiu influențează poziția capului față de trunchi (și invers). Schimbării acesteia îi corespunde și o schimbare în starea mușchilor extremităților care, la rândul ei, determină o schimbare în tonusul lor. În cazul întoarcerii capului, în raport cu trunchiul, de la dreapta la stînga sau de la stînga la dreapta, tonusul extensorilor este maxim de aceea parte a corpului spre care s-a întors capul. De asemenea înclinarea capului în jos duce la creșterea tonusului extensorilor în membrele posterioare și la scăderea lui în membrele anterioare, iar darea capului pe spate determină creșterea tonusului extensorilor membrelor anterioare și scăderea lui în membrele posterioare.

Reflexele tonice labirintice și cervicale la animalul normal se realizează într-o strînsă legătură unele cu altele, prin faptul că impulsurile cu originea în labirint influențează tonusul mușchilor cervicali. Maximul tonusului mușchilor cervicali se observă în acele poziții ale capului când impulsurile din labirint duc la intensificarea reflexă a tonusului extensorilor extremităților. Impulsurile din labirint influențează în special mușchii cervicali ai părții opuse (de aceea în cazul distrugerii labirintului capul animalului este întors de partea leziunii).

— Reflexele tonice labirintice și cervicale cu acțiune asupra ochilor, asigură mișcări compensatoare ale globilor oculari, ca urmare a modificării poziției capului în spațiu, la animale labirintectomizate.

Importanța reflexelor de postură. În organismul normal, reglarea tonusului mușchilor scheletici nu se epuizează numai cu reflexele bulbare. Dar rolul acestor reflexe poate fi văzut și la animalul normal. Amintim comportarea pisicii sau cîinelui, atunci cînd îi arătăm de sus carnea: privind carnea, cîinele ridică capul, mușchii cervicali sînt extinși și, în mod reflex, se produce extensia extremităților anterioare și flexiunea celor posterioare (cîinele ia poziția caracteristică de așteptare). Secționînd cele trei rădăcini posterioare cervicale superioare ($C_1 + C_2 + C_3$), lipsim receptorii mușchilor cervicali de legătura lor normală cu măduva; în acest caz modificarea reflexă a tonusului mușchilor extremităților dispăre; cîinele va ridica capul dacă-i arătăm hrana, dar nu se va produce extensia membrelor anterioare și nici flexiunea celor posterioare.

Reflexele tonice condiționate de impulsurile venite de la labirint și de la receptorii mușchilor cefei au importanță și pentru reglarea normală a poziției la om, deși aici aceste reflexe sînt influențate de scoarța emisferelor cerebrale.

Reflexele de redresare. Menținerea unei anumite atitudini a corpului care să asigure o poziție normală a capului în spațiu este una din condițiile de bază a vieții animalelor.

Ori de cîte ori un animal se află într-o poziție nenaturală, el acționează să revină la normal, sau cel puțin să asigure o poziție normală a capului în spațiu (fig. 92). Totalitatea reacțiilor ce asigură revenirea la normal constituie *reflexele de redresare*, a căror centru de coordonare se află în *mezencefal*, în *nucleii roșii* și în substanța reticulată învecinată.

În realizarea reflexelor complexe de redresare se face mai întîi aducerea capului în poziția normală (cu creștetul în sus și maxilarele spre înainte), prin reflexe de postură ale capului cu punctul de plecare în excitarea labirintului, ceea ce determină creșterea tonusului mușchilor extensori ai cefei. Prin ridicarea (răsucirea) capului, deci în urma încordării gîtului, se determină excitarea receptorilor din mușchii cefei, care determină la rîndul lor creșterea tonusului extensorilor membrelor anterioare. Apoi, prin lăsarea capului în jos, se provoacă creșterea tonusului extensorilor membrelor posterioare și redresarea corpului animalului.

Toate acestea se observă foarte bine în cursul ridicării de jos a unui cal. Prin îmbinarea ordonată a o serie de reflexe de postură a căror punct de plecare este labirintul, proprioreceptorii cefei și receptorii cutanați, reglarea acestor reflexe și legarea lor în lanț, nu se poate realiza numai cu participarea nucleilor vestibulari ai bulbului, ci ea se face la nivelul nucleilor roșii ai mezencefalului. La maimuțe și la om, numai prezența nucleilor roșii nu este suficientă pentru realizarea reflexelor de redresare; la acestea este nevoie de acțiunea reglatoare și a etajelor superioare.

La reflexele de redresare amintite mai sus, vom adăuga și pe cele cu origine optică. Un iepure sau un cobai, la care s-a practicat o labirintectomie bilaterală, este incapabil să-și redreseze capul atunci cînd este ținut suspendat de membrele posterioare. La pisică, cîine și maimuță, labirintectomia bilaterală nu împiedică redresarea capului

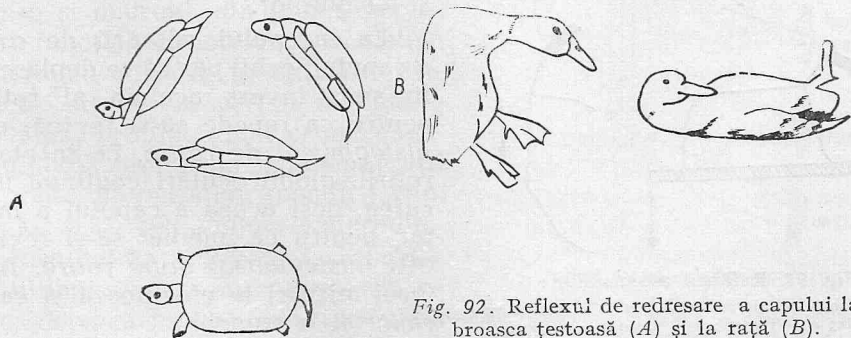


Fig. 92. Reflexul de redresare a capului la broasca țestoasă (A) și la rață (B).

cîtă vreme ochii sînt liberi; acoperirea acestora face imposibilă redresarea, ceea ce atestă că la aceste mamifere informațiile senzoriale retiniene joacă un rol important în redresare.

Un animal de uscat, bun înotător, dacă este aruncat în apă adîncă, după labirintectomie bilaterală, se înecă, deoarece acum nu se mai poate orienta prin informațiile vizuale.

La rac se poate observa, de asemenea, reacția de redresare cînd acesta este pus cu fața ventrală în sus; dacă animalul este orbit, reacția de redresare este pierdută.

Reflexele stato-kinetice. Această categorie de reflexe realizează luarea unor poziții ale anumitor segmente corporale care să asigure păstrarea echilibrului corpului în mișcare. Ele se realizează pe baza mesajelor senzoriale ce iau naștere în creștele senzitive ale canalelor semicirculare sub acțiunea variației mișcării lineare sau de rotire a capului.

Reflexul ascensorului. Cînd se ridică sau se coboară în lift un mamifer, se observă o modificare a atitudinii corpului acestuia, la începutul și la sfîrșitul mișcării, cînd are loc o variație a vitezei: accelerare la început, întîrziere la sfîrșit. La începutul mișcării de ridicare se produce o flectare a membrilor și o coborîre a capului, ca

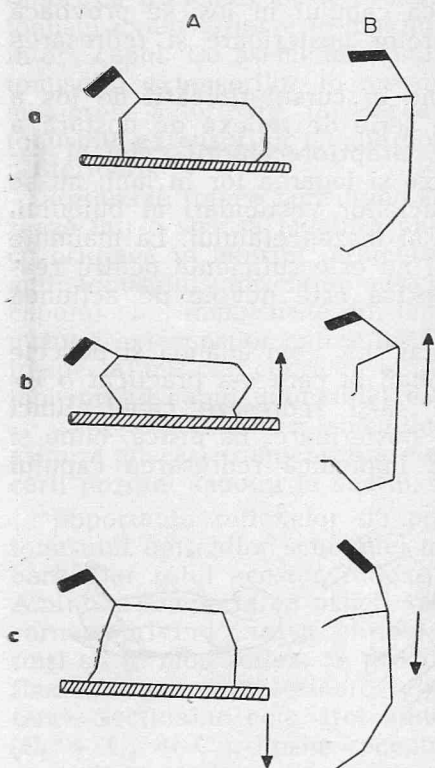


Fig. 93. Reflexul ascensorului:
A — cîine în poziție orizontală; B — în poziție verticală; a — repaus; b — urcă; c — coboară.

urmare a micșorării tonusului mușchilor extensori; la începutul coborîrii liftului, dimpotrivă, are loc o extindere a membrilor și o ridicare a capului, prin creșterea tonusului extensorilor (fig. 93). Reacția se produce și atunci cînd animalul este în poziție orizontală, verticală, cu capul în sus ori cu capul în jos.

Nistagmusul (v. fig. 71). În cursul rotirii omului sau a unui animal în jurul axului corpului său se produc reacții care privesc poziția și mișcarea globilor oculari și a capului, ca și modificarea tonusului mușchilor extensori ai trunchiului și membrilor.

La începutul mișcării de rotire a capului, ochii par că se deplasează în sens invers aceluia al rotirii, pentru ca repede să-și revină; este *nistagmusul de rotire*. La încetarea rotirii, globii oculari continuă mișcarea, deși aceea a capului a încetat, pentru ca imediat să-și revină; este *nistagmusul după rotire*. Aceleași mișcări le efectuează și capul raportat la trunchi.

În musculatura extensoare are loc o modificare asimetrică a tonusului: creștere de partea spre care se face rotirea și scădere de partea opusă, ceea ce asigură menținerea echilibrului. La încetarea rotirii, pentru un scurt timp, are loc o modificare a tonusului extensorilor de sens opus aceleia din cursul rotirii.

Modificarea tonusului musculaturii extensoare care asigură reacțiile stato-kinetice își are originea în excitarea asimetrică (v. fig. 71) a cres-telor senzitive perechi; denervarea canalelor semicirculare sau distru-gerea lor face imposibilă realizarea reflexelor stato-kinetice.

Reglarea reacțiilor reflexe analizate pînă aici asigură postura nor-mală a unui animal intact, fenomen ce constituie baza mișcării: orice mișcare pornește de la o postură și duce la altă postură.

Mecanismul regulator este complex și cuprinde sistemul de centrii capabili să recepționeze și să prelucereze toate mesajele senzoriale ce determină în mod reflex modificări ale tonusului mușchilor scheletici și în special ai celor extensori. Într-o schemă mult simplificată meca-nismul poate fi reprezentat ca în figura 94.

Reflexele de orientare ale capului. Este vorba despre reacția de în-toarcere a capului sau a globilor oculari, ca răspuns la excitații vizuale și auditive.

Centrul acestor reflexe se află în tuberculii cvadrigemeni ai mez-encefalului: anteriori pentru stimulările vizuale, posteriori pentru cele auditive.

Formațiunea reticulată (sub-stanța reticulată). Întinzîndu-se de la măduvă pînă la diencefal, siste-mul reticular ocupă în calota trun-chiului cerebral cea mai mare parte a spațiului dintre nucleii nervilor cranieni și fasciculele de fibre as-cendente și descendente.

Dacă din punct de vedere ana-tomic și histologic apare ca un cîmp mai mult sau mai puțin uniform format dintr-o rețea de fibre ner-voase și neuroni, din punct de ve-dere funcțional reprezintă un sistem heterogen de arii funcționale dis-tincte, situate la partea dorsală a bulbului, protuberanței și mezence-falului. El stabilește conexiuni atît cu căile aferenței specifice (fig. 95) cît și cu cele motoare, eferente.

Rezultatele studiilor întreprinse în ultimii 20 de ani permit să se considere că formațiunea reticulată prezintă două sisteme funcționale:

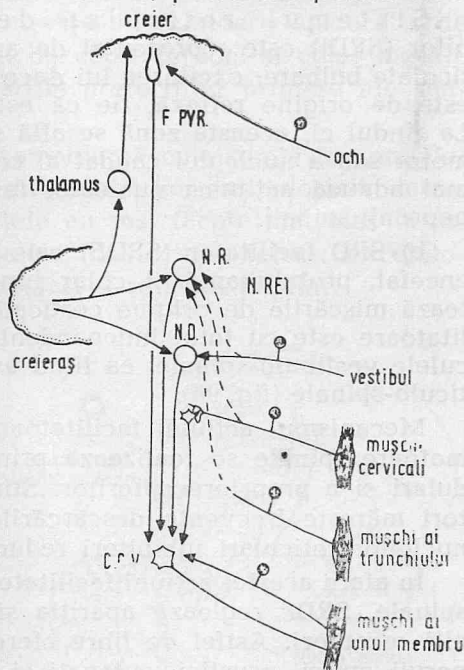


Fig. 94. Reglarea posturii:
F.PYR — fascicul cortico-spinal; N.R. — nucleu roșu din mezencefal; N.REI — nucleii ai formațiunii reticulată; N.D. — nucleu vestibular al bulbului; C.C.V. — motoneuron alfa spinal (după S. Wright).

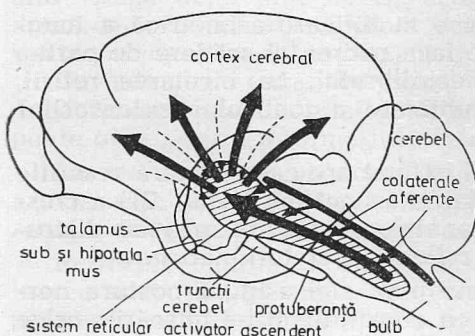


Fig. 95. Conexiunile formațiunii reticulate cu căile aferenței senzoriale specifice și cu cortexul cerebral.

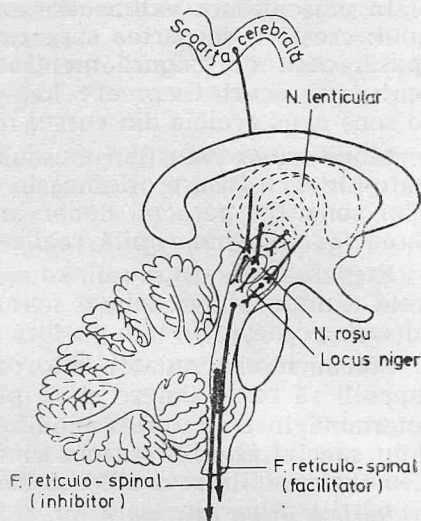


Fig. 96. Sistemul reticulat descendent.

sistemul reticulat descendent inhibitor și facilitator; sistemul reticulat ascendent activator.

Sistemul reticulat descendent (SRD). a) SRD inhibitor (SRDI) este reprezentat de aria ventro-mediană a substanței reticulate bulbare; excitarea lui duce la inhibarea mișcării, fie că aceasta este de origine reflexă, fie că este datorită unei stimulări corticale. La rîndul ei, această zonă se află sub controlul inhibitor al cortexului motor sau a nucleului caudat al corpilor striați (fig. 96); la acestea se mai adaugă acțiunea nucleului fastigial al cerebelului, prin bulb, la neuronii spinali.

b) SRD facilitator (SRDF) este reprezentat de unele arii din mezencefal, protuberanță și chiar hipotalamus; excitarea acestora facilitează mișcările de origine corticală sau reflexă. Această acțiune facilitatoare este cu totul independentă de nucleii vestibulari și de fasciculele vestibulo-spinale, ea fiind asigurată de către căile bilaterale reticulo-spinale (fig. 96).

Mecanismul acțiunii facilitatoare al SRD asupra reflexelor somato-motoare spinale se realizează prin intermediul motoneuronilor γ medulari și a proprioreceptorilor. Stimularea nucleilor reticulari facilitatori mărește frecvența descărcărilor eferențelor γ ; invers, stimularea nucleilor reticulari inhibitori reduce sau suprimă activitatea γ .

În afara acestei acțiuni facilitatoare asupra reflexelor fazice și tonice spinale, SRDF reglează apariția și conducerea mesajelor aferente în alți receptori. Astfel de fibre eferente reglatoare au fost descrise în nervii optici, acustici, cutanați și olfactivi. Prin intermediul acestora, centrii superiori de control — în special cortexul cerebral — modifică „starea funcțională” — sensibilitatea — receptorilor în așa fel încît mesajele informaționale aferente specifice depind de calitățile

fizico-chimice ale excitantului, dar și de necesitățile animalului, reflectate în „reactivitatea” analizorului în întregime.

Sistemul reticular ascendent (SRAA). Existența unui sistem activator ascendent se poate deduce din acțiunea acestuia asupra activității bioelectrice corticale. S-a putut astfel arăta că menținerea stării de veghe se datorește unor descărcări tonice ale SRAA transmise cortexului cerebral în întregime, pe alte căi decât acelea ale aferenței specifice. Sistemul structural al SRAA ocupă o arie mezencefalică, vecină aceleia a SRDF.

Substanța reticulată ascendentă activează prelucrează informații senzoriale specifice, primite de la căile ascendente, senzitive, pe baza cărora elaborează eferențe nespecifice ce ajung la scoarța cerebrală, în toate regiunile ei (fig. 97) și unde asigură un tonus funcțional ridicat. Aferențelor specifice li se adaugă mesaje stimulative elaborate, de către sistemul talamic difuz (STD) și de către cerebel și chiar mesaje din partea cortexului cerebral, din ariile proiecțiilor primare ale sensibilității specifice.

Distrugerea SRAA antrenează o somnolență persistentă la animalul în cauză; excitarea acestei zone la un animal normal, adormit, determină trezirea lui imediată. Experiențele au fost făcute mai ales la pisică, la care s-au înregistrat potențialele bioelectrice (electroencefalograma — EEG), mișcările globilor oculari și reflexul pupilar.

Pe baza rezultatelor experimentale obținute s-au tras o serie de concluzii despre existența unui centru al somnului la nivelul SRAA, cu doi nuclei: unul al somnului profund-lent, și altul al somnului superficial, paradoxal — somnul cu vise (fig. 98).

Reglarea activității întregului sistem reticular este făcută de către etajele superioare ale sistemului nervos central și în special de către corpul striat, cerebel și cortexul cerebral (fig. 112). Fiecare din centrul amintiți conferă un caracter specific integrării sistemului reticular.

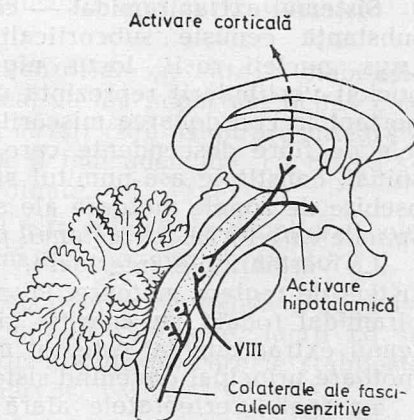


Fig. 97. Sistemul reticular ascendent activator.

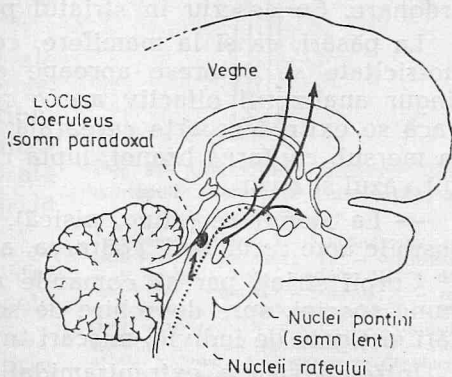


Fig. 98. Centrii somnului și ai veghei din formațiunea reticulară.

Sistemul extrapiramidal — corpii striați. În ansamblul lor, nucleii de substanță cenușie subcorticali (nucleul caudat, lenticular, nucleul Luys, nucleii roșii, locus niger, nucleii sistemului reticulat, ca și nucleii vestibulari) reprezintă un sistem subcortical motor cu rol important în coordonarea mișcărilor. Sistemul acesta de nucleii și fasciculele de fibre descendente care pornesc de la ei spre sistemul motor spinal, constituie așa-numitul *sistem extrapiramidal* (fig. 112), spre deosebire de zonele motoare ale scoarței cerebrale și fasciculele cortico-spinale care formează *sistemul piramidal*.

La vertebratele inferioare, sistemul extrapiramidal este singurul sistem de reglare motoare. Pe măsură ce apare și se dezvoltă sistemul piramidal (odată cu apariția și dezvoltarea scoarței emisferelor) sistemul extrapiramidal este tot mai puțin dezvoltat, sistemul de reglare motoare principal devenind sistemul piramidal.

La toate vertebratele afară de mamifere, corpii striați reprezintă organul cel mai important de integrare senzitivo-motoare. Pe măsură ce la mamifere se dezvoltă scoarța cerebrală aceasta preia funcțiunile exercitate de corpii striați.

— La pești corpii striați sînt reprezentați numai prin globus pallidus — porțiunea cea mai veche filogenetic —, care reprezintă și cea mai mare parte din masa cerebrală a acestora. Majoritatea conexiunilor sînt reprezentate de către cele pe care le stabilesc cu căile olfactive. Fibre somatice generale nu ajung la ei decît în număr foarte restrîns.

— La amfibieni locomoția pe uscat implică existența unei coordonări mai evolute și mai precise a mișcărilor; aceasta este asigurată de către neostriatul care este deja prezent la aceste animale.

— La reptile separarea între paleostriat și neostriat este mai evidentă. Ca și la mamifere și la reptile, paleostriatul este cu predominanță motor-efector, iar neostriatul este cu predominanță senzitiv-receptor.

— La păsări complexul striat atinge dezvoltarea maximă și întrucît și aici scoarța cerebrală este încă slab dezvoltată, reprezintă, alături de talamusul optic, cel mai superior centru de corelație și coordonare. Se descriu în striatul păsărilor șase straturi celulare.

La păsări, ca și la mamifere, comportamentul instinctiv și întreaga motricitate se datoresc aproape exclusiv complexului nervos striat; singur analizorul olfactiv are o reprezentare corticală mai evidentă. Dacă se extirpă scoarța cerebrală la păsări, ele execută acte normale, ca mersul, căutarea hranei, lupta cu alte animale, și nu par să fi pierdut vîzul și auzul.

— La mamifere (ciîne, pisică), după distrugerea scoarței mai sînt posibile acte ca mersul, apărarea, apucarea hranei.

Corpii striați par să comande *mișcări automate* mai primitive, comune speciei, spre deosebire de scoarța cerebrală, care comandă *mișcări cîștigate* de individ, *mișcări învățate*.

Întregul sistem extrapiramidal realizează ca sarcină principală în organism integrarea tuturor reacțiilor ce asigură menținerea echilibrului, atît în mișcare cît și în diferitele atitudini ale stațiunii animalelor

și omului, prin dozarea adecvată a tonusului mușchilor extensori în primul rînd.

El funcționează pe baza aferențelor senzoriale pe care le stabilește la diferitele niveluri ale lui; între acestea, un loc important ocupă cele de la nivelul talamusului optic și corpii striați care asigură o integrare senzitivo-motoare cu atît mai complexă și mai adecvată, cu cît ea se realizează la grupe de vertebre mai evolute.

Activitatea sistemului extrapiramidal este supusă, la mamifere, controlului regulator și integrator al cortexului cerebral premotor.

Funcția reglatoare a cerebelului. În economia fiziologică a organismului animalelor cerebelul realizează sarcini complexe, lucru ce se reflectă atît în structura lui cît și în conexiunile pe care le stabilește cu celelalte componente ale sistemului nervos.

Spațiul grafic limitat nu ne permite să facem o prezentare completă a fiziologiei cerebelului. Din această cauză vom aborda la nivel elementar participarea lui la funcția integratoare a sistemului nervos.

Conexiunile cerebelului (fig. 99). Aferențele. Cerebelul primește influxuri senzitive de la proprioceptorii mușchilor și ai tendoanelor, prin fasciculele spino-cerebeloase directe (Flechsig) și încrucișate (Gowers), care se termină la scoarța vermisului; influxuri tactile și de la proprioceptorii mușchilor cefei prin fasciculele Goll și Burdach și care ajung la scoarța cerebelului. De asemenea, primește influxuri de la aparatul vestibular al urechii, direct prin fibre ale nervului vestibular sau indirect, prin intermediul nucleilor vestibulari ai bulbului.

De la scoarța emisferelor cerebrale primește influxuri prin intermediul nucleilor punții.

În general, toate fibrele aferente ale cerebelului se termină la celulele scoarței cerebeloase: cele spinale și vestibulare ajung în majoritatea lor la paleocerebel, iar cele de la scoarța cerebrală și de la scoarța cerebeloasă opusă, la neocerebel.

Eferențele cerebelului sînt tot așa de multiple și complexe ca și cele aferente (fig. 99, liniile punctate).

Din nucleul dințat pornesc fibre prin pedunculul cerebelos superior la talamusul optic de partea opusă și de aici la

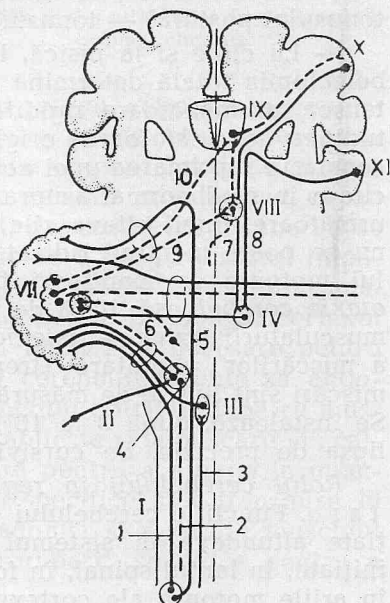


Fig. 99. Conexiunile aferente (linie continuă) și eferente (întreruptă) ale cerebelului:

I — măduva spinării; II — bulbul; III — nucleii Goll și Burdach; IV — vestibulari; V — fastigial; VI — pontini; VII — dințat; VIII — roșii; IX — talamus; X — cortex frontal; XI — cortex temporal; 1 — fasciculul spino-cerebelos direct; 2 — Goll și Burdach; 3 — fibre arcuate externe; 4 — fibre arcuate interne; 5 — spino-cerebelos încrucișat; 6 — cerebelo-vestibular; 7 — rubro-spinal; 8 — temporo-pontini; 9 — cerebelo-rubral; 10 — cerebelo-talamici (după N. Șanta și P. Jitariu).

scoarță. Tot din acest nucleu pornesc fibre alăturate primelor la nucleul roșu al mezencefalului de partea opusă de unde pornește, heterolateral, fasciculul rubrospinal, sau înspre cortexul cerebral.

Tot din nucleul dințat pornesc fibre — prin pedunculii mijlocii — la emisfera cerebeloasă opusă.

Din *nucleul fastigial* pornesc fibre la nucleul vestibular și de aici mai departe la măduva cervicală prin fasciculul vestibulo-spinal.

Ca și în cazul conexiunilor aferente, se observă că și legăturile eferente ale cerebelului sînt de la nucleii paleocerebelului (nucleul fastigial) cu nucleii vestibulari; de la neocerebel spre talamus și scoarța emisferelor cerebrale.

Funcțiile cerebelului. Studiile efectuate prin metoda extirpărilor totale sau parțiale, la păsări și la mamifere, au arătat că acesta are pe de o parte o acțiune asupra tonusului postural, iar pe de altă parte asupra activităților musculare fazice.

— La păsări, la care pe lîngă arhicerebel există și paleocerebel, după cerebelectomie totală se instalează o hipertonie, o exagerare a reflexelor miotatice; la aceste animale paleocerebelul este inhibitor al tonusului postural — tonusul mușchilor extensori.

— La ciine și la pisică, la care este prezent și neocerebelul, cerebelectomia totală determină în prima fază o exagerare a tonusului extensor, asemănătoare rigidității de decerebrare, ceea ce duce la atitudinea de *opistotonus*; originea acestei hipertonii, ca și la păsări, ar consta în suprimarea unei acțiuni inhibitoare pe care cerebelul ar exercita-o în mod normal asupra tonusului mușchilor extensori. Într-o fază următoare, după cîteva zile, se instalează o hipotonie, cînd animalul nu se poate menține ridicat; treptat apoi se ridică, dar în activitatea lui motoare se manifestă trei fenomene anormale, stare numită și *ataxie cerebeloasă*: lipsă de tonus muscular — *atonie*; lipsă de forță a musculaturii fazice — *astenie*; tremurături, oscilații și lipsă de precizie a mișcărilor voluntare (tremurături intenționale) — *astazie*; aceste mișcări sînt lipsite de măsură și au, de obicei, o amplitudine exagerată. Se instalează, după 3 la 16 luni, o stare cronică în care mai persistă lipsa de precizie, de cursivitate și măsură a acțiunilor musculare.

Rolul cerebelului în reglarea mișcărilor. Mișcărilor voluntare. Funcțiile cerebelului sînt în asociație cu activități motoare inițiate altundeva în sistemul nervos central. Aceste activități pot fi inițiate, în lanțul spinal, în formațiunea reticulată, în nucleii bazali sau în ariile motoare ale cortexului cerebral. Cînd impulsuri motoare sînt transmise de la cortexul cerebral eferent, prin tractul cortico-spinal și se realizează mișcări voluntare, se transmit simultan impulsuri și spre cerebel prin tractul ponto-cerebelos (fig. 100). De aceea, pentru orice mișcare care se execută, nu numai mușchii primesc semnale activatoare, ci și cerebelul recepționează astfel de semnale în același timp.

Cînd mușchii se contractă ca răspuns la semnalele motoare, fusu-rile neuromusculare, aparatele Golgi din tendoane, receptorii articulațiilor și alți receptori periferici transmit impulsuri aferente, mai ales prin cordoanele spino-cerebeloase ventral și dorsal, ce se termină în cerebelul anterior. Mai mult, aceste impulsuri ajung exact la porțiunile

din cerebelul anterior care este stimulat de impulsurile provenite de la cortexul motor.

După ce semnalele de la periferie și cele de la cortexul motor au fost integrate, se transmit impulsuri eferente de la cortexul cerebelos la nucleii dinți și de aici, în sus, prin nucleii ventrolaterali ai talamusului, înapoi la cortexul motor de unde acești stimuli au plecat.

Circuitul descris mai sus reprezintă un circuit de feed-back complicat, care începe în cortexul motor și care se întoarce tot în cortexul motor. Mai mult, experiențele au demonstrat că cerebelul acționează foarte asemănător cu un servomecanism. Aceasta înseamnă că cerebelul compară „intențiile” cortexului cu „execuțiile” diferitelor părți ale corpului și dacă părțile corpului nu au acționat în conformitate cu intențiile cortexului „eroarea” între aceste două este calculată de către cerebel astfel încât se pot face corecții imediate și specifice. Astfel, dacă cortexul a transmis un semnal intenționând ca un membru să se miște spre un anumit punct, dar membrul începe să se miște prea repede și în consecință e pe cale de a depăși punctul intenționat, cerebelul poate iniția „impulsuri de întrerupere”, încetinind mișcarea membrului și oprind-o la punctul intenționat. De obicei, cortexul motor transmite mult mai multe impulsuri decât sînt necesare pentru executarea fiecărei mișcări intenționate și cerebelul trebuie să acționeze pentru a inhiba cortexul motor la momentul potrivit, după ce mușchiul a început să se contracte. Cerebelul stabilește rata mișcării și „calculează” durata de timp care va fi necesară pentru a ajunge la punctul intenționat. Apoi impulsuri inhibitoare specifice sînt transmise la cortexul motor pentru a inhiba mușchiul agonist și a excita mușchiul antagonist. În acest fel sînt aplicate „întreruperi” specifice pentru a opri mișcarea la punctul intenționat.

Una din consecințele secundare ale mecanismului cerebelos de feed-back este capacitatea acestuia de a amortiza mișcările musculare.

Mecanismul de amortizare cerebelos se pare că este suprapus mecanismului de amortizare spinal. Fusurile musculare stimulează ambele funcții. Întinderea rapidă a unui mușchi transmite semnale atât la motoneuronul anterior, ceea ce determină amortizarea acțiunii reflexului de întindere, cît și simultan la cerebel, determinînd astfel o amortizare adițională. Cerebelul probabil își îndeplinește acțiunea lui de amortizare transmițînd semnale reflexe la formațiunea reticulată și apoi în jos, stimulînd neuronii eferenți γ . Aceștia la rîndul lor modi-

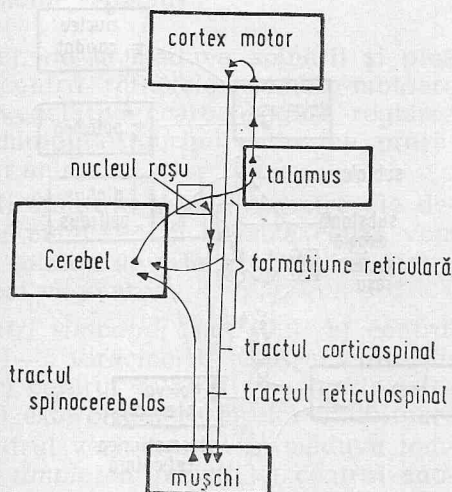


Fig. 100. Rolul cerebelului în reglarea mișcărilor voluntare.

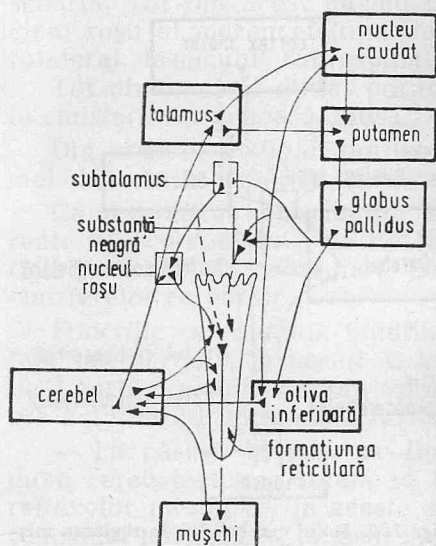


Fig. 101. Rolul cerebelului în reglarea mișcărilor involuntare.

fică gradul de contracție a fibrelor intrafusale musculare, modificând astfel gradul lor de excitație. Mecanismul de amortizare cerebelos uneori susține sistemul de amortizare a reflexului de extensie, iar alteori îl inhibă, ceea ce dovedește că sistemul cerebelos are o mare labilitate de control, care-i permite să fie adaptabil la activități motoare mult mai complexe decât sistemul reflexului de extensie.

Mișcările involuntare. Funcțiile cerebelului în mișcările involuntare sînt aceleași ca și în mișcările voluntare, doar că sînt implicate unele căi diferite, după cum se vede în figura 101. Impulsurile extracorticospinale care își au originea în nucleii bazali și ai formațiunii reticulate, care cauzează mișcări involuntare, trec de ase-

menea în olivele inferioare și de acolo spre cerebel, în primul rînd spre paleocerebel. Apoi cînd apar mișcările musculare, informații proprio-receptive de la mușchi, articulații și alte părți periferice ale corpului, trec spre cerebel asigurînd astfel același tip de control al „erorilor” pentru mișcări involuntare pe care îl asigură și pentru mișcările voluntare. Impulsurile se reîntorc (fac feed-back) de la cerebel la formațiunea reticulată pe calea nucleilor fastigiali și ai tractului fastigio-bulbar. Ele se întorc la nucleii bazali pe calea nucleilor emboliformi, apoi trec în sus prin talamus și în nucleul caudat și putamen.

Printre căile principale prin care se transmit semnalele de „corectare” spre mușchi se găsesc căile reticulospinale ce controlează sistemul eferent γ al fusurilor musculare. Într-adevăr, cerebelul este unul din activatorii cei mai puternici ai acestui sistem, care indică importanța eferențelor γ în funcțiile cerebeloase.

Mișcările reflexe spinale. Chiar mișcări determinate de reflexe spinale sînt modificate într-o oarecare măsură de cerebel. De exemplu, în absența cerebelului mișcări bruște ale unui membru de către o forță exterioară sînt întîmpinate aproape fără rezistență, dar în prezența cerebelului reflexele de extensie se opun mișcării aproape momentan. Deci, cerebelul, acționînd printr-un sistem de feed-back cerebelos-reticular, întărește reflexul spinal de extensie.

Pe de altă parte, multe mișcări integrate în lanțul spinal, ca zgîria-tul sau curățitul feței cu ajutorul labelor, se pot efectua perfect coordonate în absența cerebelului.

2.3.4.2. Sistemul motor vegetativ

În cuprinsul axului nervos central, de la măduva spinării și pînă în emisferile cerebrale, alături de centrii reflexelor somato-motoare există numeroși centri de reflexe vegetative care asigură reglarea funcțiilor de nutriție și a metabolismului, asigurînd astfel cu precădere integrarea internă a organismului animal.

Aceste reflexe și centrii lor vor fi amintite și multe dintre ele descrise în multe din capitolele acestui manual; din această cauză vom face mai întîi o scurtă grupare a lor, înainte de a face o analiză a modului de funcționare a întregului sistem vegetativ.

Centri de reflexe vegetative. *Centri simpatici* (fig. 102): a) centrul cardio-accelerator, între segmentele 1—5 toracice; b) centrul cilio-spinal, între segmentele 1—5 toracice; c) centrul solar și mezenteric între segmentele 6 toracic și 2 lombar (aici este originea fibrelor inhibitoare ale stomacului și intestinului); d) centrul vezicospinal în măduva lombară, segmentele 1—3, care reglează *umplerea vezicii*; e) centrul ano-spinal, între segmentele 1—3 lombare, în legătură cu *actul defecației*; f) centrul genitospinal, în porțiunea inferioară a măduvei lombare; g)

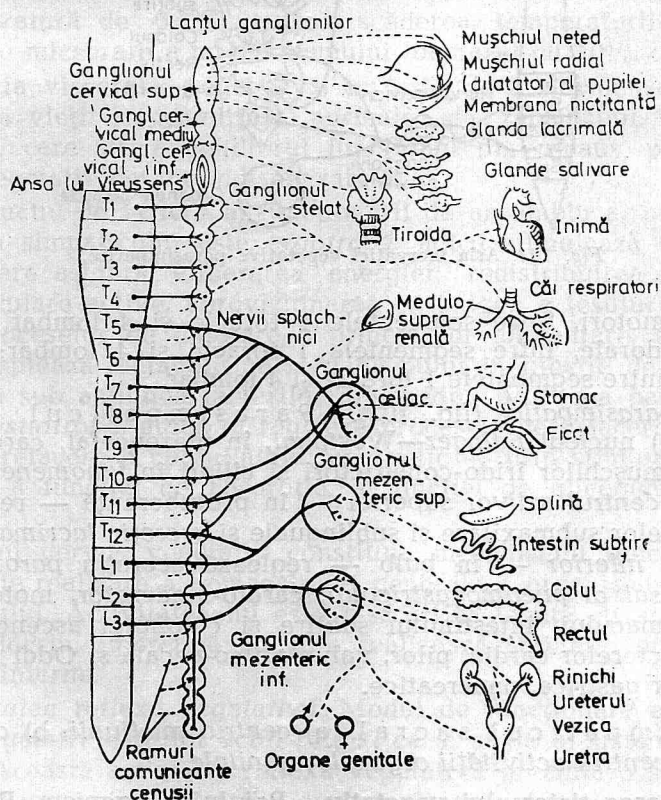


Fig. 102. Aria inervației vegetative simpatiche.

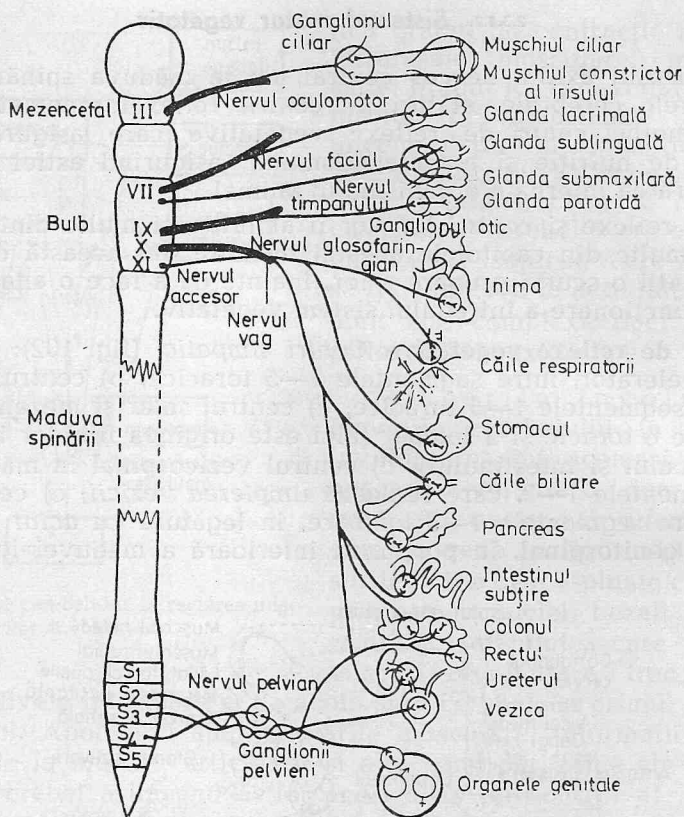


Fig. 103. Aria inervației vegetative parasimpatice.

centri vasomotori, între segmentele 1 toracic și 4 lombar, h) centri secreției sudorale, între segmentele 1 toracic și 4 lombar; i) centri pilomotori, între segmentele 1 toracic și 4 lombar.

Centri parasimpatici (fig. 103). Parasimpaticul cranio-bulbar: a) nucleul *Edinger—Westphal*, în mezencefal, care reglează activitatea mușchilor irido-constrictori și ciliari în fenomenele de acomodare; b) *centrul salivar superior* — în protuberanță — reglează secreția glandelor submaxilare și sublinguale și secreția lacrimală; c) *centrul salivar inferior* — în bulb — reglează secreția parotidelor; d) *nucleul dorsal al pneumogastricului*, cardio-moderator, motor al esofagului, stomacului, intestinului subțire și colonului ascendent; inhibitor al sfincterelor cardia, pilor, valvula ileo-cecală și Oddi și reglator al secrețiilor gastrice, pancreatice.

Parasimpaticul sacral: a) *centrul micțiunii*; b) *centrul defecației*; c) *centrul activității organelor genitale*.

Funcționarea sistemului vegetativ. Rolul în organism. Dacă sistemul nervos vegetativ simpatic și parasimpatic reprezintă o subdiviziune

unitară structural și funcțional în cadrul sistemului nervos al organismului, se pune întrebarea ce rol joacă el în viața acestuia?

Un mare număr de organe interne funcționează în condiții aparent normale după ce ele au fost denervate: motricitatea și activitatea secretoare gastrointestinală nu suferă decît tulburări trecătoare; mușchii vaselor de sînge, musculatura netedă a ochilor își recapătă repede tonusul; cele mai multe glande endocrine își păstrează activitatea lor secretoare specifică, cînd sînt grefate etc.

S-a putut extirpa lanțul ganglionar simpatic pe toată lungimea lui, fără să se provoace moartea, la ciine, pisică și maimuță; în condiții de viață liniștită, acestea s-au comportat aproape normal. Funcțiile digestive, nutritive, genitale (rut, fecundație, gestație, fătare și alăptare), creșterea, motricitatea somatică etc. n-au fost perturbate. Nici în manifestarea temperamentului agresiv și irascibil sau docil și lingușitor nu s-au observat schimbări însemnate; pisica se joacă cu pisoii și îi apără de un ciine, manifestînd reacția de furie caracteristică, fără zburlirea părului, fără accelerarea pulsului și fără creșterea zahărului în sînge.

Dacă însă animalele acestea sînt puse în condiții anormale, atunci apare inferioritatea lor față de cele normale: puse într-o cameră rece (cu temperatură de 0,5°C) suferă scăderea temperaturii rectale cu 1—2°C și o micșorare a metabolismului lor bazal cu 10%.

Inervația viscerală, vegetativă, nu este deci indispensabilă pentru menținerea vieții în condițiile normale ale repausului. În condiții schimbate, care strică echilibrul funcțional din repaus, prezența sistemului vegetativ devine indispensabilă.

Din punctul de vedere al funcționării de ansamblu al organismului, activitatea simpaticului este *ergotropă*, adică stimulează toate mecanismele care asigură eliberarea energiei: redistribuirea sîngelui în ariile vasculare active, aprovizionarea cu oxigen a țesuturilor, intensificarea proceselor de digerare a principiilor alimentare, adică cu un cuvînt adaptează metabolismul organismului în funcție de efortul ce-l desfășoară sub acțiunea factorilor din mediu. Acțiunea parasimpaticului este *histiotropă*, adică el reglează procesele de refacere a țesuturilor — de refacere a potențialului energetic — prin stimularea funcției digestive, a funcției de absorbție, a funcției de glicogeneză și lipogeneză etc.

Sistemul nervos vegetativ constituie mecanismul funcțional rapid și precis de realizare a homeostaziei generale a organismului animalelor și omului. Activitatea lui este însă strîns legată cu aceea a sistemului endocrin, împreună cu care realizează sarcinile principale ale integrării interne.

Activitatea reflexă vegetativă. Modul de funcționare al sistemului nervos vegetativ este tot actul reflex, ca și acela al sistemului nervos somatic. Această activitate reflexă vegetativă prezintă o serie de particularități ce depind de modul de organizare și funcționare a gangliunilor vegetativi, a raporturilor dintre neuronii presinaptici și cei post-

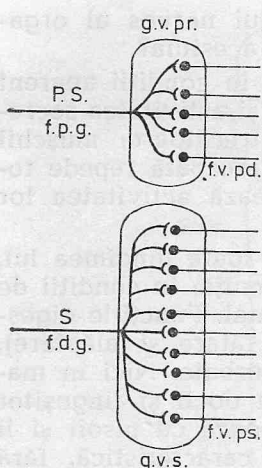


Fig. 104. Raportul dintre fibrele preganglionare: (f.p.g. și f.d.g.) și cele postganglionare (f.v.pd. și f.v.ps.):

P.S. — sistemul parasimpatic;
S — sistemul simpatic.

sinaptici (fig. 104), a distribuției fibrelor postganglionare în organele efectoare etc. (Pentru comparație de urmărit schema unui arc reflex somatic și a unui vegetativ — fig. 105).

Reflexele vegetative au o *arie efectoare* mult mai largă decât cele somatice; cele simpatice mai largă decât cele parasimpatice.

Timpul reflexelor vegetative este mai mare — al celor simpatice mult mai mare decât al celor parasimpatice — datorită vitezei mici de conducere a influxurilor în fibrele vegetative amielinice, numărului mai mare de sinapse și trecerii lente a mesajului efector de la fibrele postganglionare la efectori.

Inervația vegetativă exercită o acțiune continuă, așa-zisa *acțiune tonică*, asupra organelor viscerele, care acțiune rezultă dintr-o echilibrare continuă a influențelor parasimpatice și a celor simpatice. Acțiunea aceasta tonică continuă este întreținută de însăși excitarea receptorilor viscerali. Un exemplu clasic al acțiunii tonice a sistemului nervos vegetativ îl furnizează mușchiul cardiac: dacă se secționează nervii vagi, se produce o accelerare a bătăilor; dacă se secționează fibrele simpatice, se produce dimpotrivă o rărire a bătăilor; aceasta înseamnă că mușchiul cardiac se află într-un tonus funcțional rezultat din echilibrarea influențelor parasimpatice inhibitoare cu cele simpatice acceleratoare pe care le primește în mod permanent.

Un alt exemplu îl furnizează tonusul permanent al arteriolelor.

Pe lângă excitațiile receptorilor viscerali, tonusul funcțional vegetativ mai este întreținut și de așa-numita *activitate automată a centrilor nervoși vegetativi* care reprezintă o altă particularitate funcțională. Aceasta se manifestă printr-o anumită independență a centrilor vegetativi inferiori față de cei superiori corespunzători: după suprimarea unui centru vegetativ se manifestă imediat o serie de efecte caracteristice, dar într-un timp destul de scurt acestea dispar, prin faptul că centrii inferiori restabilesc tonusul. Așa, după secționarea vagilor (după

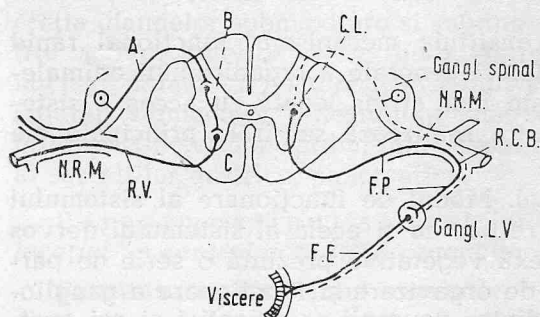


Fig. 105. Structura arcului reflex vegetativ (dreapta), comparativ cu cea a unui reflex somatic:

N.R.M. — nerv rahidian mixt; R.V. — rădăcină ventrală; A — rădăcină dorsală; B — neuron intercalar; C — cornul ventral; C.L. — cornul lateral; R.C.B. — ramură comunicantă albă; F.P. — fibră preganglionară; F.E. — fibră postganglionară.

suprimarea deci a influxurilor inhibitoare parasimpatice), activitatea accelerată a inimii se menține numai un anumit timp, pentru că tonusul cardiac este refăcut și aceasta datorită tocmai automatismului ganglionului periferic parasimpatic, care se află în mușchiul cardiac.

O altă particularitate de funcționare a sistemului nervos vegetativ este așa-numitul *antagonism simpatico-parasimpatic*. Asupra acestuia ne vom opri ceva mai mult. La prezentarea funcțiilor simpaticului și parasimpaticului se arată că asupra multor organe acțiunea lor este antagonistă. Așa, la iris, excitarea parasimpaticului produce micșorarea pupilei (*mioză*), pe când excitarea simpaticului mărește pupila (*midriază*); la inimă, simpaticul produce efecte dinamizante, excitatoare, iar parasimpaticul efecte negative inhibante, asupra frecvenței și forței de contracție; parasimpaticul provoacă contracția, iar simpaticul relaxarea musculaturii bronhiolilor. Același antagonism se evidențiază și asupra motricității tractului gastrointestinal și al sfincterelor acestuia, asupra vezicii urinare ș.a.

În anumite cazuri însă, acțiunea lor nu mai este antagonistă ci dimpotrivă sinergică. Astfel, atât excitarea simpaticului, cât și a parasimpaticului determină secreția de salivă.

De asemenea, acțiunea antagonistă simpatico-parasimpatică în anumite condiții se poate schimba: excitarea simpaticului mărește tonusul sfincterelor și micșorează pe acela al tractului gastrointestinal, iar excitarea parasimpaticului are efect opus, relaxează sfincterele și activează peristaltismul; dacă însă motricitatea intestinului este foarte intensă, atunci excitarea parasimpaticului o inhibă sau dacă tonusul sfincterelor este foarte ridicat, excitarea simpaticului le relaxează.

Funcțiile sistemului nervos vegetativ. Sistemul simpatic îndeplinește în organism următoarele funcții: funcție motoare, funcție secretoare, funcție trofică.

— Funcția motoare. Influxurile care vin pe calea fibrelor simpatică măresc tonusul peretelui arteriolelor provocând vasoconstricția și creșterea presiunii arteriale; dinamizează activitatea mușchiului cardiac, făcând să crească atât amplitudinea bătailor cât și frecvența lor; contractă fibrele musculare radiare ale irisului, provocând mărirea pupilei; micșorează tonusul și inhibă mișcările tractului gastrointestinal și contractă sfincterele de pe traiectul acestuia; relaxează peretele muscular al vezicii biliare și contractă sfincterul Oddi, făcând posibilă acumularea bilei în intervalul dintre mese; relaxează peretele vezicii urinare și contractă sfincterele acesteia, reglând astfel acumularea urinei în vezică.

— Funcția secretoare. Fibrele simpatică fac parte din mecanismele care reglează activitatea secretoare atât a glandelor cu secreție internă, cât și a celor cu secreție externă; în urma excitării simpaticului se intensifică secreția de adrenalină și noradrenalină în medulara suprarenalelor și eliberarea lor în sânge; se intensifică funcțiunea glicogenolitică a ficatului, se intensifică sinteza de protrombină în ficat și prin aceasta coagulabilitatea sîngelui crește; se intensifică secreția de salivă vîscoasă.

— Funcția trofică, metabolică. Ușor de evidențiat prin experiențe făcute asupra mușchilor scheletici, această funcție realizează o inten-

sificare a reacțiilor eliberatoare de energie, ceea ce asigură o adaptare permanentă a metabolismului în concordanță cu activitatea musculară. Acțiunea trofică a simpaticului se manifestă asupra tuturor țesuturilor și organelor, de la cortexul cerebral, pînă la țesuturile conjunctive cu metabolismul cel mai coborît; de asemenea, asigură mobilizarea rezervelor de energie adipoase și hepatice.

Sistemul parasimpatic îndeplinește aceleași funcții ca și cel simpatic.

— Funcția motoare. Influxurile parasimpatice determină contracția mușchiului constrictor al irisului, micșorînd pupila și contracția mușchiului ciliar, asigurînd astfel fenomenul de acomodare a ochiului la vederea obiectelor apropiate; inhibă activitatea ritmică a mușchiului cardiac, putînd provoca chiar oprirea temporară a acestuia, precum și vasodilatație, de unde o coborîre a presiunii sanguine; joacă un rol important în realizarea reflexului complex al deglutiției, al vomei și al rumegării; intensifică peristaltismul gastric și intestinal și relaxează sfincterele digestive, făcînd posibilă atît digestia mecanică (și indirect și pe cea chimică) a alimentelor, cît și înaintarea lor de-a lungul tubului digestiv; contractă peretele vezicii biliare și relaxează sfincterul Oddi, provocînd vărsarea bilei în intestin; contractă peretele muscular al vezicii urinare și al rectului și relaxează sfincterele vezical și anal, făcînd posibilă mictiunea și defecația; favorizează umplerea cu sînge a corpiilor cavernoși ai penisului, erecția și ejacularea; joacă rol important în realizarea actelor reflexe ale tusei și ale strănutului.

— Funcția secretoare. Parasimpaticul reglează activitatea secretoare a tuturor glandelor digestive, salivare, gastrice, intestinale, pancreatice și chiar a ficatului; reglează secreția glandelor lacrimale și a celor din mucoasa nazală și bucală; de asemenea joacă rol important în reglarea secreției glandelor endocrine, în special a pancreasului endocrin producător de insulină.

— Funcția trofică. Parasimpaticul stimulează creșterea și refacerea țesuturilor, intensificînd latura anabolică a metabolismului și creșterea rezervelor energetice de glucide și mai ales de lipide.

Raporturile dintre SNV și SNC. Cu toate că SNV realizează în economia organismului funcții ce asigură în primul rînd reglarea activității organelor viscerale — viața de nutriție — la nivelul actual al dezvoltării fiziologiei activitatea lui nu mai poate fi studiată și considerată separat de aceea a SNC, în care se integrează perfect: a) nu putem delimita în cuprinsul organismului o arie a inervației vegetative de una somatică, pentru că nu există nici un organ care să nu aibă și o inervație simpatică; b) unitatea structurală elementară este aceeași: celula nervoasă cu prelungirile ei dendritice și axonice — neuronul; c) procesele fiziologice ale excitației și inhibiției, metabolismul neuronilor, propagarea influxurilor nervoase și mecanismul biochimic de trecere a influxurilor la nivelul sinapselor sînt comune ambelor sisteme, cu unele particularități în cadrul fiecăruia; d) modul de funcționare este același — actul reflex — cu particularitățile specifice sistemului vegetativ, care se datoresc poziției structurale a fibrelor vegetative, a ganglionilor corespunzători și particu-

larităților funcționale; e) centrii care realizează și reglează activitatea vegetativă se află în axul nervos central cerebrospinal, în tot lungul acestuia.

Datorită acestui fapt, între reflexele somatice și cele vegetative există anumite raporturi:

- multe reflexe vegetative încep cu reflexe somatice: reflexul deglutiției, al micțiunii, al defecației;
- unele reflexe vegetative inhibă anumite reflexe somatice: la cal, reflexul vegetativ al micțiunii inhibă reflexele somatice locomotoare;
- în scoarța emisferelor cerebrale există și centrii care reglează funcțiile vegetative; diferite stări psihice sînt însoțite de schimbări însemnate în activitatea vegetativă: secreția de lacrimi ce însoțește o durere psihică, înroșirea obrazilor și accelerarea bătăilor inimii ce însoțesc emoțiile plăcute, exagerarea motricității tractului digestiv de emoțiile examenului, micțiunea de frică etc.

Hipotalamusul și activitatea SNV. Hipotalamusul reprezintă segmentul diencefalic al axului cerebro-spinal la nivelul căruia există un sistem de centri (fig. 106) care asigură reglarea principalelor funcțiuni interne, atît prin mijlocirea SNV, cît și prin aceea a sistemului endocrin. În același timp el asigură integrarea vieții vegetative în reacțiile comportamentale ale animalelor, prin poziția pe care o ocupă în sistemul integrator cortico-hipotalamic.

Hipotalamusul își exercită influența sa directă asupra funcțiilor vegetative prin intermediul sistemului simpatic și parasimpatic.

Hipotalamusul anterior își exercită influența reglatoare în special prin parasimpatic, iar hipotalamusul posterior prin simpatic. Reglînd activitatea viscerală prin cele două sisteme vegetative, hipotalamusul asigură menținerea constantă a mediului interior (pH, concentrație moleculară, masă sanguină), temperatura corpului, glicemia sanguină etc.

Asupra efectorilor, hipotalamusul mai acționează și prin intermediul sistemului hormonal, datorită legăturilor pe care le stabilește direct cu hipofiza și indirect cu celelalte glande endocrine.

Iată rolul jucat de hipotalamus în reglarea cîtorva funcții.

— Metabolismul apei (a se vedea capitolul despre reglarea metabolismului apei și sărurilor minerale).

— Metabolismul substanțelor alimentare (a se vedea capitolele privitoare la metabolismul glucidelor, lipidelor, ca și reglarea nervoasă a aportului alimentar).

— Metabolismul energetic și termoreglarea. Expunerea unui

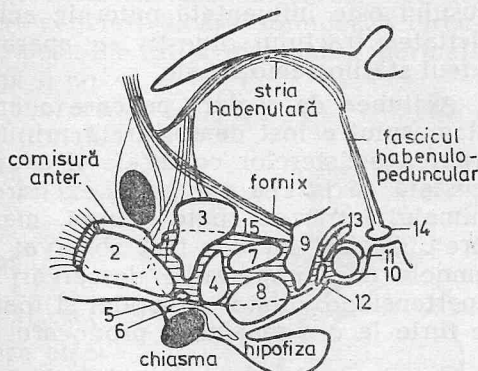


Fig. 106. Nucleii hipotalamusului:

- 1 — nucleul preoptic lateral; 2 — preoptic median; 3 — paraventricular; 4 — arie hipotalamică anterioară; 5 — nucleu suprachiasmatic; 6 — supraoptic; 7 — hipotalamic dorso-median; 8 — hipotalamic antero-median; 9 — hipotalamic posterior; 10 — mamilar median; 11 — mamilar lateral; 12 — premamilar; 13 — supra-mamilar; 14 — intrapeduncular; 15 — hipotalamic lateral (după S. Wright).

animal la frig este urmată de o secreție mărită de hormoni tiroidieni și o descărcare de adrenalină, ambele având ca punct de plecare centrul termoreglării din hipotalamus.

Distrugerea hipotalamusului anterior este urmată de hipertermie și de incapacitatea animalului de a se apăra împotriva supraîncălzirii, pentru că acum vasodilatația și chiar transpirația abundentă nu se mai pot declanșa.

După distrugerea hipotalamusului posterior nu mai este posibilă frisonarea și nici intensificarea termogenezei în ficat și, ca urmare, animalul nu mai poate lupta împotriva răcirii corpului său.

— Funcțiile sexuale. S-a putut arăta că activitatea periodică a glandelor genitale femele este declanșată și întreținută și în urma acțiunii factorilor din mediu: informații senzoriale vizuale, olfactive și tactile, în special. Așa, la iepuroaică ovulația nu are loc decât în prezența masculului. De asemenea și la masculii factorii din mediu influențează puternic activitatea testiculară; dintre aceștia, în special lumina și excitațiile tactile au un rol predominant. La rățoi expuși la lumină un timp mai lung decât iluminarea normală, dezvoltarea testiculelor se face mai repede și mai de timpuriu primăvara.

Excitațiile acestea tactile, vizuale etc. sînt recepționate de către scoarța emisferelor cerebrale care, prin legăturile ce le are cu hipotalamusul, intervine fie pe calea sistemului nervos vegetativ, fie pe calea hormonilor în activitatea glandelor genitale.

După decorticare, o pisică mai poate prezenta întregul comportament oestral atîta vreme cît hipotalamusul este intact; după distrugerea hipotalamusului posterior aceste acte încetează.

Leziunile regiunii tuberiene (nucleii dorso-mediani, ventro-mediani și hipotalamic posterior) suprimă ovulația postcoitală la nevăstuică. Dimpotrivă, stimularea electrică a acestei regiuni antrenează ovulația.

— Interrelații cortico-hipotalamice. Tot prin intermediul hipotalamusului este influențată puternic activitatea organelor viscerale (motricitatea tractului digestiv, a aparatului cardiac, respirator etc.), în cursul stărilor emoționale.

Acțiunea de reglare pe care o are scoarța cerebrală asupra hipotalamusului a fost demonstrată prin următoarele experiențe: după extirparea emisferelor cerebrale și a unei părți din talamus, la ciine se constată că la cea mai mică excitație apare o stare de furie intensă: animalul latră, se zbate, mușcă, manifestă starea numită „falsă turbare”. Același lucru a fost observat la pisică, la care s-au înregistrat semnele unei importante descărcări de adrenalină: ridicarea perilor, hipertensiune, dilatarea pupilei și toate acestea întovărășite de accesul de furie la cea mai mică provocare (atingere, zgomot).

Cortexul cerebral și activitatea SNV. Activitatea vegetativă este însă reprezentată și în scoarța emisferelor cerebrale și poate fi inhibată sau întărită în urma excitației acesteia. Astfel, excitînd scoarța frontală premotoare, se poate provoca hipertensiunea cu tahicardie și vasoconstricție în regiunea inervată de splanhnic și în piele și creșterea debitului circulator în mușchi. Înlăturarea scoarței frontale, la ciine și la pisică, produce vasodilatație, iar la maimuță

vasoconstricție; acum sînt tulburate și reflexele vasomotoare, termice: frigul nu mai produce vasoconstricție la ciîne și căldura nu mai produce dilatarea vaselor cutanate la maimuță.

Excitarea regiunii premotoare și a părții anterioare a lobului temporal, provoacă la pisică o secreție de sudoare chiar și după distrugerea hipotalamusului.

Funcțiile digestive, de asemenea, au o reprezentare corticală. Excitarea scoarței frontale premotoare produce de cele mai multe ori o inhibare a motricității gastrointestinale; uneori, dimpotrivă, produce o exagerare a acesteia.

Cunoaștem cu toții posibilitatea de a inhiba prin voință unele reflexe vegetative cum sînt: defecația, micțiunea etc.

Dovezile cele mai convingătoare însă ale reglării activității vegetative de către emisferile cerebrale au fost cele obținute prin formarea reflexelor condiționate asupra diferitelor organe viscerele (rinichi, ficat, splină).

Cerebelul și SNV. Un rol destul de important în reglarea activității vegetative joacă și *cerebelul*. Extirparea lui inhibă motricitatea digestivă și o serie de alte tulburări. Numeroasele legături pe care le are lobul frontal al emisferelor cerebrale cu cerebelul au făcut pe fiziologi să presupună că rolul acestuia în reglarea funcțiilor vegetative ar fi asemănător aceluia de reglare a activității motoare somatice — a motricității.

Faptul că centrii din scoarța creierului mare, care reglează întreaga activitate a sistemului nervos vegetativ, se află în lobul frontal, în apropierea centrilor motori somatici, care comandă activitatea complexă a musculaturii scheletice, ne dă posibilitatea să înțelegem schimbările în funcționarea organelor vegetative care însoțesc întotdeauna mișcările; în cursul mișcărilor voluntare pornesc din centri motori ai lobului frontal influxuri la mușchii care execută mișcarea, dar tot acum pornesc influxuri și din centri vegetativi care stimulează circulația singelui, respirația etc. și fac posibilă astfel efectuarea normală a mișcărilor. Totodată putem înțelege și posibilitatea stabilirii conexiunilor temporare ce stau la baza reacțiilor reflex-condiționate ale antrenamentului muscular.

2.3.4.3. Cortexul cerebral motor

Sistemul piramidal. *Ariile corticale motoare.* Primele experiențe de excitare electrică a cortexului cerebral la ciîne făcute de Fritsch și Hitzig (1870) au arătat existența în apropierea șanțului cruciform, în girusul sigmoid, a unor arii motoare ale capului, trunchiului și membrilor, cu o corespondență heterolaterală (fig. 107).

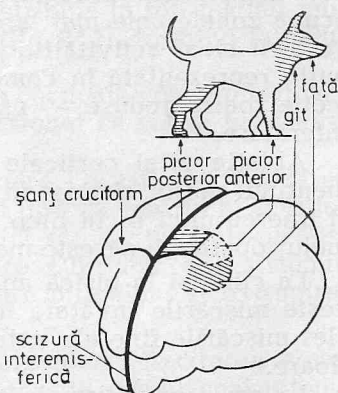


Fig. 107. Zonele proiecției motoare corticale, la ciîne.

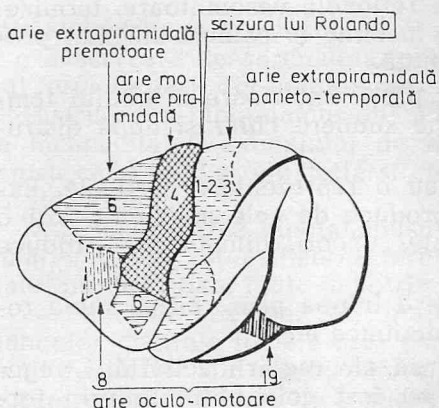


Fig. 108. Proiecția motoare corticală la maimuță.

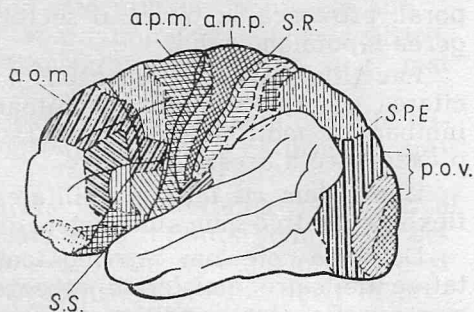


Fig. 109. Proiecția motoare corticală la om : S.R. — scizura Rolando; S.S. — scizura Sylvius; S.P.E. — perpendiculară externă; a.m.p. — aria motoare primară; a.p.m. — aria premotoare; a.o.m. — aria oculomotoare; p.o.v. — proiecția occipitală vizuală.

La maimuță, sistemul motor de proiecție corticală este mai complex și are o localizare prerolandică, în cîmpul 4 citoarhitectonic al lui Brodmann (fig. 108).

La om, cortexul motor este localizat în circumvoluțiunea frontală ascendentă, sau prerolandică; de asemenea, el ocupă și o parte din lobul paracentral, ariile citoarhitectonice 4 și 6 ale lui Brodmann (fig. 109). Stimularea electrică directă a unor puncte din această zonă are drept urmare un răspuns la nivelul musculaturii scheletice a corpului, de partea opusă; trebuie să atragem atenția că nu este vorba de niște contracții musculare elementare, ci de acte motoare cu un anumit grad de integrare, componente ale mișcărilor voluntare.

Proiecția diferitelor segmente ale sistemului motor somatic și cortexul prerolandic este foarte precisă, așa cum se poate urmări în figura 110: complexe musculare care realizează acte motoare precise și fine ocupă zonele cele mai largi — așa este cazul pentru sistemul motor al vorbirii și al activităților manuale; altele, a căror activitate este mai puțin reprezentată în comportamentele motoare, ocupă și zone de proiecție foarte reduse — așa este cazul sistemului motor al membrelor inferioare.

Ablația ariei corticale motoare determină tulburări ale comportamentului motor cîștigat în cursul vieții (de exemplu, la cîine, prinderea și ținerea unui os în timp ce îl roade), cu atît mai profunde cu cît animalul operat se găsește mai sus în scara zoologică.

La cîine și la pisică apare un deficit motor relativ discret, care privește mișcările învățate în cursul vieții; la maimuță sînt afectate mai ales mișcările fine ale extremităților, cu precădere ale membrelor anterioare.

La om, traumatismele sau hemoragia cerebrală, limitate la aria prerolandică de o parte, determină paralizia părții opuse a corpului — este o *hemiplegie*: mușchii sînt flasci și fără reflexe, ceea ce subliniază pu-

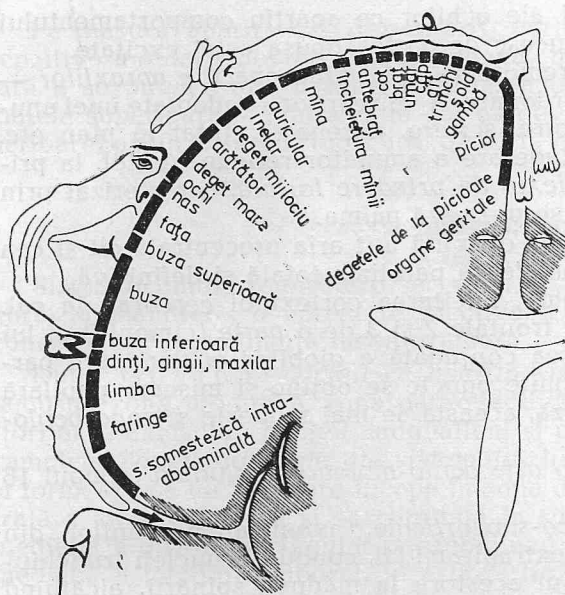


Fig. 110. Proiecția diferitelor segmente corporale în aria motoare primară.

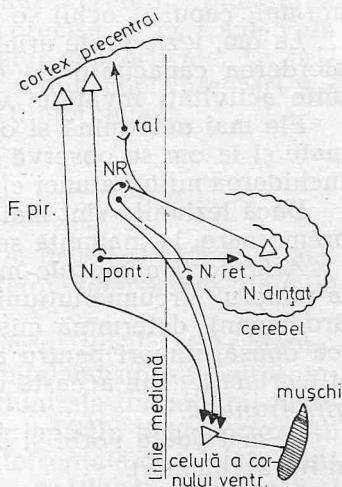


Fig. 111. Interconectarea cerebelului cu fasciculele cortico-spinale: F.pir. — fascicula piramidală; N.pont. — nucleul pontin; N.R. — roșii; tal. — talamus; N.ret. — nucleul reticular (după S. Wright).

ternic rolul centrilor motori corticali în reglarea reflexelor trunchiului cerebral și a celor spinale.

Fasciculele cortico-spinale, piramidale. Aria motoare prerolandică (cîmpul 4 Brodmann) stabilește conexiuni directe cu motoneuronii din coarnele ventrale ale măduvei spinării, prin intermediul fasciculelor descendente cortico-spinale, formate din axonii celulelor piramidale mari, celulele Betz. Alături de acestea coboară fibre cu originea în neuronii ariei premotoare (aria 6 Brodmann) care se distribuie la toți nucleii motori subcorticali ai sistemului extrapiramidal (fig. 111), formînd fasciculul cortico-nuclear (sau fasciculul geniculat).

Fasciculele cortico-spinale și ariile motoare corticale corespunzătoare formează **sistemul piramidal**, mecanismul funcțional ce stă la baza mișcărilor voluntare, mișcări precis adaptate.

Sistemul piramidal reprezintă calea efectoare ce asigură realizarea mișcărilor voluntare, fără a putea fi considerat însă ca centrul mișcărilor voluntare. Centrii motori corticali prerolandici fac parte dintr-un sistem integrator complex senzitivo-motor, care cuprinde atît sistemul aferenței senzoriale cît și sistemele efectoare piramidale și extrapiramidale.

Sistemul extrapiramidal. *Aria corticală premotoare.* Excitarea zonei premotoare — cîmpul 6 al lui Brodmann — necesită stimuli mai intensi decît pentru aria motoare și determină mișcări mai complexe: mișcări alternative de flexiune și de extensie a extremităților membrelor, miș-

cări conjugate ale capului și ale ochilor ce aparțin comportamentului normal; capul și ochii se răsucesc de partea opusă celei excitate.

La om, leziuni ale ariei premotoare determină apariția *apraxiilor* — pierderea capacității de coordonare a mișcărilor — adaptate unei anumite activități învățate: vorbire, scriere, desenare, cîntat la pian etc.

Ele mai determină și o exagerare a anumitor reflexe. Astfel, la primate și la om se observă *reflexul de prindere forțată*, caracterizat prin închiderea mîinii atunci cînd se presează palma.

Dacă leziunile sînt mai largi, ocupînd atît aria precentrală cît și cea premotoare, la maimuță se instalează paralizia totală și definitivă.

Aria corticală oculo-motoare. Excitarea cortexului cerebral, la cal, la piciorul circumvoluțiunilor frontale 2 și 3 de o parte (cîmpul 8 al lui Brodmann), determină mișcarea conjugată a globilor oculari spre partea opusă; uneori pentru anumite puncte se obține și mișcare pupilară și lacrimație. Din această cauză, aceasta se mai numește și *zona oculo-giră frontală*.

Se mai poate vorbi și de o *arie oculo-motoare occipitală* (cîmpul 18 al lui Brodmann).

Fasciculele de fibre cortico-subcorticele, axoni ai neuronilor din ariile corticale ale sistemului extrapiramidal, conduc la nucleii trunchiului cerebral și prin intermediul acestora la măduva spinării, alcătuiind fasciculele cortico-nucleare, cortico-protuberanțiale etc. (fig. 112).

Întregul sistem extrapiramidal cortical-subcortical funcționează în strînsă unitate cu sistemul piramidal. El prezidează mișcările automate complexe ale posturii, atitudinilor și echilibrului.

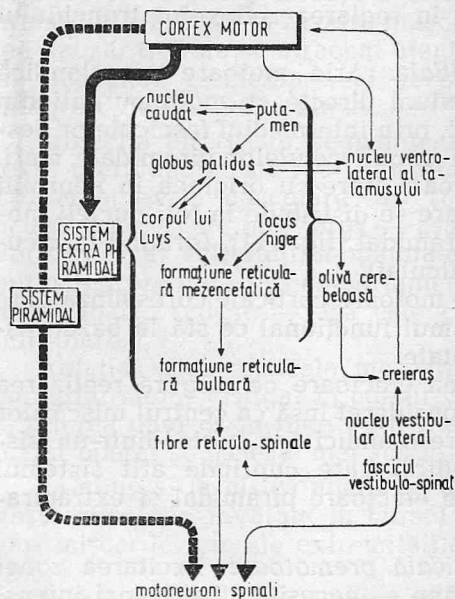


Fig. 112. Schema sistemului motor cortico-subcortical (după G. Brèsse).

2.3.4.4. Ierarhizarea funcțiilor în SNC

Activitatea reflexă și integrarea este cu atît mai complexă cu cît este vorba de segmente nervoase dispuse mai anterior în cuprinsul axului nervos central. Astfel, reflexele de postură cu centrul în nucleii vestibulari sînt mai complexe decît cele medulare; reflexele de redresare mezencefalice se realizează printr-o succesiune de reflexe de postură etc.

Activitatea reflexă somatomotoare a segmentelor superioare nu este însă ruptă de a celor inferioare; ea se realizează prin reflexele spinale, datorită faptului că toate căile descendente fac sinapsă cu motoneuronii din coarnele anterioare al căror axon continuă calea efectoare pînă la organele de execuție (v. fig. 94).

Pe măsura apariției și dezvoltării cortexului cerebral, integrarea senzitivo-motoare devine mai complexă, mai precisă și mai adecvată fără a se putea rupe însă de activitatea etajelor subcorticeale. La primarele superioare și mai ales la om ea devine sediul unei integrări superioare, psihice, sediul judecății, gândirii, conștiinței umane.

2.3.4.5. Sistemul limbic

Sistemul limbic reunește o serie de *nuclei* și *arii corticale* care asigură, la mamifere, o corectare afectivă a actelor comportamentale în concordanță cu ambianța înconjurătoare.

După Guyton, *nucleii ce aparțin sistemului limbic* sînt: hipotalamusul, zona preoptică, zona paraolfactivă, epitalamusul, nucleii anteriori ai talamusului, nucleii amigdalieni și porțiuni ale formațiunii hipocampice. *Zonele corticale ale sistemului limbic* aparțin paleocortexului și formează ca un inel care începe în zona orbitofrontală de pe fața ventrală a lobilor frontali și se continuă în sus, în porțiunea anterioară și mediană a girusului cingulat (mezopallium); în jos, pe suprafața ventromediană a lobului temporal, în aria piriformă, a cornului Ammon (uncus) și în girusul hipocampic (arhipallium; fig. 113).

Experiențele de extirpare sau de excitare, ca și cele de deaferentare, dau rezultate diferite de la un autor la altul, de la un animal la altul (iepure, pisică, maimuță), ceea ce împiedică construirea unui tablou exact al funcțiilor acestui sistem. În general, se poate spune că, la mamiferele inferioare el joacă rol important în integrarea actelor comportamentale legate de evenimentele olfactive și gustative, de hrănire și reproducere. La mamiferele superioare, după ablația unor structuri limbice la maimuță, s-au obținut docilitate și pierderea fricii, tendință excesivă și bizară de a examina obiectele, schimbări ale obișnuinței alimentare (apetit excesiv, schimbarea regimului alimentar și chiar ingerarea de obiecte nealimentare), hipersexualitate. La pisică, s-a observat furie și un comportament agresiv, crize de formă epileptică asociate întotdeauna leziunilor hipocampice, schimbări în comportamentul sexual (un fel de „furor sexualis“).

2.3.5. ACTIVITATEA NERVOASĂ SUPERIOARĂ

Întreaga activitate a etajului superior al axului nervos central — cortexul cerebral — are la bază două mecanisme funcționale: 1) *mechanismul analizorilor* și 2) *mechanismul conexiunilor temporare*. Cele două mecanisme asigură activitatea reflexă corticală, funcția de analiză și sinteză și întreaga activitate nervoasă superioară a mamiferelor și omului.

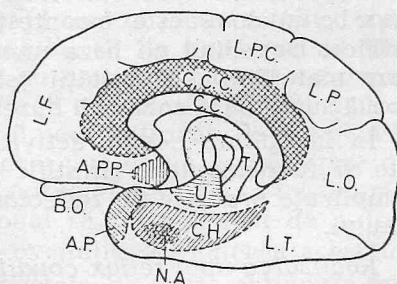


Fig. 113. Unele componente ale sistemului limbic (la om):

L.F. — lobul frontal; L.P.C. — paracentral; L.P. — patrat; L.O. — occipital; L.T. — temporal; T — talamus; C.C. — corpul calos; B.O. — bulb olfactiv; A.P.P. — aria prepiriformă; A.P. — aria piriformă; C.H. — circumvoluțiunea hipocampului; U — uncus; C.C.C. — circumvoluțiunea corpului calos (cingulată); N.A. — nucleu amigdalian.

Mecanismul analizorilor. Funcționarea analizorilor a fost dezbătută în cadrul funcției senzitive a sistemului nervos.

Mecanismul conexiunilor temporale — reflexul condiționat. I. P. Pavlov a arătat că organismul animalelor stabilește relații cu mediul său înconjurător prin două categorii de acte reflexe: a) prin reflexe necondiționate și b) prin reflexe condiționate.

Reflexele necondiționate, înnăscute, se manifestă în forma lor completă chiar de la nașterea omului sau a animalului și sînt comune tuturor indivizilor aceleiași specii. Unele din aceste reflexe sînt acte elementare (reflexe elementare ale mușchilor scheletici, salivația, deglutiția, masticția, clipitul, reacțiile vasomotoare); altele sînt însă reacții complexe, tot înnăscute, adevărate comportamente: *reflexul alimentar*, care face ca animalul să-și caute oriunde se găsește, în toate condițiile, hrana; *reflexul de apărare*, care cuprinde reacțiile complicate de fugă; *reflexul de orientare*, care este reacția animalului — prima reacție — la apariția oricărui excitant nou în cîmpul său de percepție: un zgomot, sau o lumină, determină o mișcare a globilor oculari, a urechilor, și chiar a capului, în direcția sursei de excitant; *reflexul de investigație sau de cercetare*, *reflexul de reproducere* etc.

Datorită actelor reflexe înnăscute și reacțiilor reflexe, animalele se pot echilibra cu mediul lor înconjurător; dar această echilibrare ar fi primitivă, imperfectă. Animalele își formează în cursul vieții lor, cu ajutorul reflexelor necondiționate, *reflexe condiționate*, care reprezintă modul specific de funcționare a scoarței emisferelor și cu ajutorul căroră se pot echilibra perfect cu mediul lor de viață.

Realizînd astfel de reflexe condiționate la animale, în laborator, I. P. Pavlov a introdus în fiziologie o metodă obiectivă de studiu a funcțiilor emisferelor cerebrale, care dă posibilitatea nu numai de a se descoperi legile fiziologice, fundamentale, ale activității emisferelor la animale și la om, ci și de a interpreta just datele psihologiei, psihiatriei și neuropatologiei.

Concepția despre activitatea nervoasă superioară creată de I. P. Pavlov, dovedește incontestabil unitatea fenomenelor materiale și psihice. Dovedind pe baza unor date experimentale extrem de bogate baza materială a activității psihice, concepția despre activitatea nervoasă superioară confirmă bazele filozofiei marxist-leniniste.

În învățătura despre activitatea nervoasă superioară sînt descoperite și fundamentate științific mecanismele fiziologice ale celor mai complicate procese ale reflectării lumii obiective externe în conștiința omului.

Realizarea unui reflex condiționat, după metoda clasică a lui Pavlov. În cursul formării unui reflex condiționat se stabilește în scoarța creierului o legătură temporară între centrul cortical al unui reflex (sau reacție) necondiționat și centrul de proiecție al unui factor din mediul extern sau intern; această legătură reflectă relația ce există acum între cele două fenomene în natură. Așa, elaborarea reflexului condiționat salivar la sunetul unei sonerii constă, în principiu, în stabilirea unei legături temporare între centrul gustativ cortical și centrul auditiv, le-

gătură ce reflectă relația care există acum între sunetul soneriei și alimentarea cîinelui.

În majoritatea cazurilor, în laborator, la elaborarea reflexelor condiționate se folosesc ca reflexe necondiționate reacțiile alimentare și cele de apărare.

În cursul elaborării reflexului condiționat secretor salivar, sunetul unei sonerii (de 1000 Hz) — *excitant condiționat* — provoacă un focar de excitație în centrul cortical auditiv ce se menține atîta timp cît sună soneria.

Carnea mîncată de cîine — *excitantul necondiționat* — declanșează reacția alimentară înnăscută și un focar de excitație în cortexul gustativ, așa că la un moment dat coexistă două focare corticale de excitație.

Excitația nu rămîne însă cantonată în punctul în care a apărut, ci iradiază ocupînd o zonă din ce în ce mai mare, atît din centrul auditiv cît și din cel gustativ.

La încercările următoare apar din nou cele două focare de excitație ce iradiază, dar acum procesul de iradiere între zonele auditive și gustative este din ce în ce mai rapid, datorită următoarelor fenomene:

— așa-zisa „memorie” a celulelor corticale: un proces de excitație sau de inhibiție lasă în celulele nervoase, în general, și în celulele scoarței în special, o stare funcțională care ușurează apariția și iradierea celor două procese cînd excitarea se repetă;

— centrul gustativ este un centru nervos mai vechi și mai puternic decît cel auditiv și el are capacitatea de a atrage excitația din acesta.

Astfel prin repetare, în condiții identice, se stabilește o legătură funcțională nouă; din acest moment, excitația din centrul auditiv trece la centrul gustativ, produce activarea acestuia în întregul act reflex salivar, înainte să fi acționat excitantul necondiționat — carnea. Cînd asocierea excitantului necondiționat, specific, la cel condiționat, nespecific, nu se face, legătura dintre cei doi centri corticali slăbește și se întrerupe, iar ca urmare dispare și reflexul condiționat — conexiunea este numai temporală.

Condițiile din laborator care asigură realizarea unui reflex condiționat sînt: starea de sănătate a animalului să fie bună; să nu mai acționeze alți excitanți decît cei cu care se lucrează, ca urmare experimentare în „camere mute”; între excitanți să fie un anumit raport de timp: cel condiționat să preceadă pe cel necondiționat; de asemenea, cei doi factori să acționeze în aceeași succesiune de un număr mare de ori, la intervale de timp egale și relativ apropiate; să fie și un anumit raport de intensitate: excitantul condiționat să fie suficient de puternic ca să determine apariția focarului de excitație și iradierea acesteia.

Dacă toate condițiile amintite sînt respectate, se poate obține un număr extrem de mare de reflexe condiționate prin asocierea oricărui excitant nespecific (condiționat) cu un reflex înnăscut, fie că acesta este somatic (de mișcare a unui membru, de exemplu), fie că este un reflex vegetativ (secretor salivar, gastric, pancreatic sau circulator, excretor) și indiferent de natura receptorilor: extero-, proprio- sau interoceptori.

Caracterul reflexului condiționat elaborat depinde de natura excitantului condiționat, de natura receptorului asupra căruia lucrează și în cea mai mare măsură depinde de natura reflexului necondiționat cu ajutorul căruia s-a format și care-l întărește.

Cortexul cerebral și localizarea circuitelor conexiunilor temporale a fost și continuă să se mențină ca una dintre problemele controversate ale ANS.

Chiar în concepția lui I. P. Pavlov, la mamifere, închiderea arcului reflexelor condiționate se poate face la trei niveluri ale SNC: a) scoarță cerebrală; b) scoarță cerebrală-formațiuni subcorticale; c) scoarță cerebrală-formațiuni subcorticale-scoarță cerebrală (fig. 114). Aceasta exprimă, în același timp, concepția pavlovistă despre interacțiunea dintre scoarța cerebrală și formațiunile subcorticale.

La mamifere, lezarea sau extirparea totală a cortexului cerebral influențează conexiunile temporale stabilite, în sensul că acestea devin mai elementare, mai grosolane și mai puțin adaptate condițiilor de mediu, iar inhibiția internă, în majoritatea cazurilor, fie că este extrem de slab exprimată, fie că este suprimată complet.

Reflexe condiționate la alte grupe de animale. Posibilitatea elaborării unor reacții reflexe condiționate la nevertebrate (în special la artropode) a fost dovedită prin numeroase experiențe făcute la albine.

— La vertebrate inferioare — pești, batracieni, reptile, păsări — de asemenea s-au putut realiza numeroase reflexe condiționate, cu toate că la acestea scoarța cerebrală lipsește complet sau este slab dezvoltată (acestea se fac la nivelul creierului mijlociu și intermediar). Dar acestea sînt reacții primitive, destul de uniforme, cu ajutorul cărora animalele inferioare intră în relații simple cu mediul lor de viață.

— La mamiferele superioare, datorită dezvoltării mari a scoarței cerebrale, se pot elabora reacții reflexe condiționate foarte complexe și multiple.

La căței se pot elabora reflexe condiționate chiar din primele săptămîni de viață extrauterină.

Condiționarea instrumentală. În cursul studiilor privitoare la mecanismele fiziologice ale învățării, la mamifere și la primate, s-a folosit

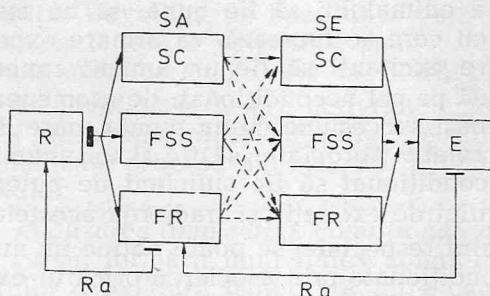


Fig. 114. Schema nivelurilor SNC ce participă la formarea reflexului condiționat:

R — receptor; SA — structuri aferente; SC — scoarță cerebrală; F.S.S. — formațiuni subcorticale specifice; F.R. — formațiunile reticulată; S.E. — structuri eferente; E — efect; Ra — retroacțiune (după P. Anokhine).

metoda de condiționare instrumentală, chiar de către unii dintre elevii lui I. P. Pavlov. Mișcarea animalului în camera de experimentare nu a mai fost limitată prin fixarea lui într-un ham. În comportament motor liber (condiții apropiate de cele din natură) animalul „învăță” să rezolve unele probleme de alimentare, de apărare etc. uneori foarte complicate, printr-o asociere a acestora cu ocuparea întîmplătoare a unui anumit spațiu în laborator sau cu acționarea

unei pîrghii etc. Repetarea asocierii celor două evenimente asigură „învăţarea” unui nou act comportamental prin mecanismul reflex condiţionat.

Reflexele condiţionate naturale. În natură fenomenele sînt mult mai complexe. La animalul liber ajunge la scoarţă un complex de excitaţii de la exteroreceptori, proprio- şi interoreceptori. Un excitant nou se pune în legătură cu toţi centrii reflexelor înnăscute ce sînt excitaţi în acelaşi moment; din această cauză, în natură realizarea unui reflex condiţionat este însoţită de modificări în foarte multe funcţiuni: circulaţie, secreţie, excreţie, metabolism, respiraţie, tonus muscular. Astfel de modificări se observă şi în cursul elaborării reflexelor condiţionate în laborator, dar cu intensitate mult mai mică. Un animal de pradă liber în mediul său natural, la auzul unui sunet făcut de victima probabilă, se opreşte brusc: tonusul muşchilor extensori şi flexori creşte, ia poziţia de salt; acum circulaţia se accelerează, respiraţia devine profundă şi rară, metabolismul creşte. Deci simplul sunet provocat de victimă (sau simplul miros specific al victimei) a declanşat o reacţie reflex condiţionată complexă din care rezultă poziţia gata de atac a animalului de pradă.

Dinamica proceselor corticale. După ce s-a elaborat reflexul condiţionat salivar la sunetul de 1000 Hz al soneriei, se constată că un anumit timp nu numai sunetul respectiv declanşează secreţia de salivă ci şi sunetele de 900, 800, 700...400 Hz; cantitatea de salivă secretată este însă cu atît mai mică cu cît sunetul ce acţionează este mai îndepărtat de cel de 1000 Hz. Perioada aceasta s-a numit faza de *generalizare a reflexului*.

Într-o perioadă de timp mai tîrzie, cînd reflexul condiţionat a fost consolidat, se constată că secreţia de salivă nu se mai produce decît strict la sunetul de 1000 Hz, ea nu se produce nici măcar la sunetul de 980 Hz; mai mult chiar, un alt sunet — sunetul de 900 Hz — asociat primului, însă neîntărit niciodată cu alimente, poate să producă acum o inhibare a reflexului condiţionat. Este *faza de specializare a reflexului*.

Iradierea şi concentrarea excitaţiei şi inhibiţiei corticale. Cele două faze descrise mai sus îşi au originea în felul în care apar şi se dezvoltă excitaţia şi inhibiţia la nivelul cortexului cerebral.

I. P. Pavlov spunea că, dacă cutia craniană ar fi transparentă iar zonele de excitaţie ar fi colorate în roşu şi cele de inhibiţie în albastru, întreaga scoarţă ar avea aspectul unui mozaic în permanentă mişcare: unele zone roşii schimbîndu-se în zone albastre şi invers; unele zone albastre mărindu-se şi cele roşii înconjurătoare retrăgîndu-se.

Fenomenele acestea de iradiere şi concentrare a excitaţiei şi inhibiţiei în scoarţă constituie ceea ce se numeşte *dinamica proceselor corticale*.

Trecerea procesului de excitaţie în procese de inhibiţie se face în mod treptat, cu o viteză ce depinde, în mare măsură, de tipul de sistem nervos al animalului studiat.

Inhibiţia corticală. Aşa cum a arătat I. P. Pavlov, procesul de inhibiţie joacă un rol extrem de important în realizarea funcţiilor sistemului nervos central şi mai ales ale scoarţei cerebrale.

Inhibiția în scoarța cerebrală poate să apară într-un mod asemănător aceluia din segmentele subcorticale și inferioare ale axului nervos central, dar ea poate să apară și în urma activității specifice a celulelor scoarței: prima formă de inhibiție a mai fost numită și *inhibiție de origine externă*, iar cealaltă, *inhibiție internă*.

— Inhibiția de origine externă poate să apară: a) printr-un proces de *inducție negativă* în jurul unei zone de excitație; b) ca un proces ce înlocuiește excitația atunci când aceasta ia sfârșit sau atunci când în scoarță se află mai multe puncte excitate, cel mai puternic inducând negativ pe celelalte.

— Inhibiția de origine internă — inhibiția condiționată — este proprie scoarței cerebrale; în acest caz nu intervine un excitant nou, ci excitantul condiționat, el însuși, devine în anumite condiții un excitant inhibitor — un excitant negativ; el nu mai produce în celulele nervoase ale scoarței un proces de excitație, ci unul de inhibiție — și acesta progresiv, lent. După evoluția proceselor care duc la apariția ei, inhibiția internă poate fi de mai multe feluri: a) *prin atingere*, b) *prin întârziere*, c) *prin diferențiere*.

În afara celor două forme fundamentale de inhibiție, ce apar în cuprinsul scoarței cerebrale, în condițiile arătate, mai există o formă particulară care, așa cum a arătat I. P. Pavlov, apare atunci când excitația întrece o anumită limită de intensitate, când întrece capacitatea de lucru a celulelor corticale; aceasta este inhibiția *supraliminară*. Ea apare și în etajele inferioare ale sistemului nervos și ferește celulele nervoase de epuizare prin funcționare forțată.

Funcția de analiză și sinteză a scoarței cerebrale. Capacitatea scoarței creierului de a stabili conexiuni temporale, apariția proceselor de excitație și de inhibiție, dinamica acestor procese, fac posibilă funcția de analiză și sinteză fină și complexă a factorilor din mediul exterior și din cel interior și echilibrarea perfectă cu aceștia.

Prin *funcția de analiză* a scoarței se poate înțelege capacitatea acesteia de a diferenția excitanții din mediul exterior (sau interior), foarte asemănători după natura și proprietățile lor fizico-chimice, dar diferiți după semnificația lor biologică. De exemplu, pentru o căprioară în pădure, din complexul de mirosuri pe care le simte (mirosul de iarbă, de lemn putred, de mușchi, de țap, de lup), care sînt apropiate, unele au o semnificație biologică deosebită de a celorlalte; cînd spunem că un miros are o anumită semnificație biologică pentru căprioară, înțelegem că acel miros, recepționat de animal, declanșează și determină o anumită reacție reflexă. Așa, mirosul de iarbă are o semnificație biologică diferită de aceea a mirosului de lup, pentru că mirosul de iarbă declanșează o reacție alimentară, pe cînd mirosul de lup declanșează o reacție cu totul diferită, reacția de apărare.

Procesul de analiză începe la nivelul receptorului periferic, unde se face într-o formă primitivă și se desăvîrșește la nivelul scoarței cerebrale în cursul formării reflexelor condiționate.

Numai cunoscînd funcția de analiză a scoarței cerebrale putem înțelege de ce o căprioară în pădure paște foarte liniștită, cu toate că în jurul ei se produc o serie de zgomote, o serie de mirosuri, dar la mi-

rosul de praf de pușcă (sau la mirosul de lup sau la zgomotul crengilor rupte sub greutatea lupului, sau la auzul pașilor omului), manifestă reacție reflexă de apărare.

Simultan cu procesul de analiză și în strînsă unitate cu el are loc și *procesul de sinteză*, prin legarea acțiunii factorilor din mediu de reacțiile reflexe ale organismului și care se transformă astfel în semnale ale diferitelor acte reflexe.

Funcția de sinteză — de legare în același complex funcțional — apare mai evidentă în cursul stabilirii reflexelor condiționate complexe, stereotipe. Se aplică, mereu în aceeași succesiune, de repetate ori, mai mulți excitanți condiționați (lumină, sunet, miros, excitant mecanic), care se leagă de un reflex necondiționat — absolut; această înșiruire stereotipă a excitanților se reflectă apoi în activitatea scoarței cerebrale sub forma așa-numitei *stereotipii dinamice*, adică sub forma unui complex funcțional unitar, în care diferiții excitanți lucrează unul asupra celuilalt în așa fel, încît efectul fiecăruia dintre ei depinde de excitantul precedent. Această acțiune apare foarte evidentă, dacă în șirul stereotip de excitanți se înlocuiește unul prin altul: acum efectul nu mai este cel propriu noului excitant, ci este propriu vechiului excitant în al cărui loc s-a mutat.

În cursul realizării unei astfel de stereotipii se manifestă atît funcția de sinteză cît și cea de analiză a scoarței cerebrale.

Sistemele de semnalizare. Pentru structurile și funcțiunile comune creierului omului și animalelor, I. P. Pavlov a dat denumirea de *primul sistem semnalizator*, iar pentru structurile și funcțiunile proprii, specifice scoarței cerebrale a omului, denumirea de *al doilea sistem semnalizator*.

Primul sistem de semnalizare cuprinde toate actele reflexe necondiționate și condiționate (și arcurile corespunzătoare lor) care semnalează prezența în mediu a unui factor excitant. Așa, reflexul salivar (necondiționat sau condiționat) semnalizează prezența unui factor alimentar: reflexul necondiționat salivar semnalizează prezența factorului alimentar numai în momentul cînd acesta a venit în contact cu receptorul gustativ, pe cînd reflexul condiționat salivar semnalizează prezența la distanță a factorului alimentar; și într-un caz și în celălalt, factorul alimentar trebuie să fie prezent cel puțin prin una din proprietățile sale (miros, aspect vizual, zgomotul pregătirii etc.).

La om, pe baza acestui prim sistem de semnalizare și datorită structurii specifice a scoarței, s-a format cel de al doilea sistem de semnalizare. La om și numai la auzul cuvîntului „cotlet” (o înșiruire caracteristică de sunete), sau numai la citirea cuvîntului „cotlet” (o serie de excitații vizuale), se produce secreția de salivă. La om deci cuvîntul, auzit sau citit, a determinat o activitate reflexă pe care la animale o determină numai prezența nemijlocită a factorului alimentar; la om cuvîntul este un semnal al unui factor din mediu și determină o activitate asemănătoare cu el.

Al doilea sistem de semnalizare, propriu numai omului, s-a format pe baza primului sistem de semnalizare. Lucrul acesta a fost posibil datorită faptului că în scoarța creierului omului a apărut o funcție nouă, care lipsește la animale: capacitatea de a compara imaginile re-

prezentative ale obiectelor și fenomenelor înconjurătoare, de a reține trăsăturile esențiale ale lor și de a forma imaginile abstracte — noțiunile și mai târziu ideile —, deci, cu alte cuvinte, datorită apariției funcției gândirii, proprie numai omului.

Sistemul al doilea de semnalizare nu poate fi considerat izolat de primul sistem, ci întotdeauna ele funcționează împreună, într-o strinsă interacțiune.

Sistemul al doilea de semnalizare nu poate fi localizat într-o anumită zonă a scoarței cerebrale; limbajul (verbal sau grafic) este o funcțiune a întregii scoarțe: pentru realizarea lui este nevoie de imagini vizuale, auditive, motoare, imagini reprezentative ale obiectelor și fenomenelor lumii înconjurătoare, pe care le desemnează cu anumite sunete produse de laringe și din această cauză la elaborarea lui trebuie să participe întreaga scoarță, cu zonele ei senzitive și motoare și cu zonele de asociație. El constituie sistemul integrator cel mai evoluat, prezent în forma lui complexă numai la om, ca sistem psihointegrator.

Tipurile de sistem nervos. Sistemul nervos central al mamiferelor prezintă trei caracteristici funcționale fundamentale și anume: 1) forța, 2) echilibrul dintre excitație și inhibiție, 3) mobilitatea acestor procese.

— Forța sistemului nervos își are originea în capacitatea de muncă a celulelor corticale. Atunci când intensitatea unui excitant întrece o anumită valoare, procesul de excitație declanșat de acesta se transformă în proces de inhibiție (inhibiție supraliminară); cu cât valoarea acestui prag este mai mare, cu atât celulele corticale au o capacitate de lucru mai mare și invers. Experiența arată că există *tipuri de celule nervoase puternice*, cu o capacitate de lucru mare, și *tipuri de celule nervoase slabe*, cu o capacitate de lucru mică.

Ambele procese se pot dezvolta în mod egal și atunci se vorbește de un *sistem nervos echilibrat*; uneori însă unul dintre ele este mai puternic decât celălalt (de obicei procesul de excitație predomină) și atunci se vorbește despre un *sistem nervos neechilibrat*.

— Mobilitatea proceselor nervoase se referă la viteza cu care se face înlocuirea procesului de excitație prin cel de inhibiție și invers. Există *tipuri nervoase mobile*, la care excitația este înlocuită repede și ușor de către inhibiție, sau *tipuri nervoase inerte*, puțin mobile, la care înlocuirea se face lent și greu.

Ținând seama de felul cum se manifestă cele trei caracteristici funcționale fundamentale la indivizii din aceeași specie (la ciini) s-a ajuns să se stabilească patru tipuri fundamentale de sistem nervos și anume: 1) *tipul sanguin sau viov*, 2) *tipul melancolic sau slab*, 3) *tipul coleric sau nereținut*, 4) *tipul flegmatic* (tab. 5).

Iată cum pot fi caracterizate aceste patru tipuri:

1) Tipul sanguin sau viov prezintă o capacitate de lucru ridicată a celulelor corticale, un echilibru între excitație și inhibiție și o mare mobilitate a acestora; mai este considerat și ca tipul ideal.

2) Tipul slab sau melancolic arată o capacitate de lucru redusă a celulelor corticale, din care cauză predomină inhibiția deci tip neechilibrat și mobilitatea foarte slabă a celor două procese corticale; animalele ce aparțin acestui tip manifestă timiditate, frică.

Tipurile de activitate nervoasă superioară la ciine

Tipul	Capacitatea de lucru a celulelor nervoase	Echilibrarea	Mobilitatea
Sanguin	Mare	Bună	Rapidă
Melancolic	Mică	$I > E$	Înceată
Coleric	Mare	$E > I$	Rapidă
Flegmatic	Mare	Bună	Înceată

3) Tipul coleric sau nereținut, cu o capacitate de muncă ridicată (forța mare a sistemului nervos), dezechilibru între excitație și inhibiție (în majoritatea cazurilor prima predomină) și o mobilitate mare.

4) Tipul flegmatic sau rărit; trăsătura caracteristică a acestui tip este o mobilitate foarte scăzută a proceselor corticale: animalele aparținând acestui tip, având uneori o capacitate de lucru foarte ridicată și având o echilibrare bună, înlocuiesc foarte greu un proces cu celălalt.

Cele patru tipuri de sistem nervos prezentate mai sus, care se completează și cu unele particularități funcționale ale sistemului nervos vegetativ și ale sistemului endocrin, nu reprezintă decât patru tipuri schematice, generale, între care se mai pot intercala numeroase variante.

Lucrul important pentru noi nu este atât existența acestor tipuri, ci posibilitatea arătată de I. P. Pavlov și elevii școlii sale de a corecta, prin dresare științifică, tipul unui animal, fie schimbându-i condițiile de existență, fie antrenând anumite laturi pozitive ale activității lui nervoase.

2.4. SISTEMUL DE SUSȚINERE

Dintre funcțiile sistemului de susținere al animalelor, vom analiza unele aspecte ale participării sale la realizarea mecanismelor fiziologice de integrare externă, prin mișcare.

Rolul lui în realizarea și menținerea homeostaziei minerale și, în special, aceea a calciului și fosforului, vor fi atinse doar tangențial.

Piese scheletice ale corpului animalelor (fie că este vorba de sistemul de oase al vertebratelor, fie că este vorba de spiculi protozoarelor și spongierilor, de plăcile scheletice ale unor echinoderme sau de exoscheletul unui mare număr de moluște și artropode), servesc în majoritatea lor ca puncte de inserție pentru mușchii corpului, funcționând împreună cu aceștia ca niște pîrghii scheletice. Acestea reprezintă unul din elementele de bază pentru realizarea mișcării corpului animal în întregime (pentru locomoție), pentru mișcarea numai a unora dintre segmentele lui sau pentru menținerea anumitor poziții.

Pîrghiile scheletice care în totalitatea lor formează sistemul de susținere al corpului, nu sînt elemente pasive, moarte, ci au un metabolism propriu, au un schimb de substanțe cu mediul interior al organismului, sînt cu un cuvînt elemente vii ca și celelalte organe ale corpului.

Cînd vorbim despre pîrghiile scheletice ca elemente de bază în realizarea mișcărilor, ne gîndim atît la scheletul extern al nevertebratelor, sau *exoscheletul* cu funcțiile și structura lui, cît și la scheletul intern al vertebratelor, sau *endoschelet* de asemenea, cu structura și funcțiile lui.

2.4.1. EXOSCHELETUL NEVERTEBRATELOR

Exoscheletul nevertebratelor este reprezentat prin: 1) spiculii unor protozoare, spongieri și echinoderme, ca elemente izolate sau formînd adevărate învelișuri scheletice; 2) cochilia moluștelor; 3) exoscheletul chitinos al artropodelor.

Spiculii, secretați de una sau mai multe celule ectodermice formează la unele animale un adevărat schelet extern sau intern (ca la *Gromia* sau la spongieri). În cazul cînd ei se unesc strîns unul cu celălalt, alcătuiesc plăci ectodermice (ca la Echinoderme).

Cochilia moluștelor este secretată în continuu de către manta, pe seama substanțelor pe care animalele le iau din alimente sau din apa în care trăiesc. Ea servește ca punct de inserție mușchilor adductori, care închid valvele, lamelibranhiatelor sau care trag piciorul în interiorul cochiliei, cum este cazul melcilor. De asemenea, cochilia — bogată în săruri minerale și în special în carbonat de calciu — joacă un rol foarte important în menținerea concentrației moleculare a mediului intern, la aceste animale.

Dacă între manta și cochilie pătrunde un corp străin, mantaua îl învelește în straturi concentrice, lamelare, de prisme de aragonită alternînd cu straturi de conchiolină cu aspect sidefos. O astfel de formațiune este o *perlă*.

Exoscheletul artropodelor este format din chitină, secretată de celulele tegumentare; în alcătuirea ei intră o oză și o substanță azotată.

Chitina pură este elastică și permeabilă pentru unele elemente minerale — așa se găsește la viermi și la echiuride. La majoritatea artropodelor chitina este impregnată cu săruri minerale, formînd un înveliș rigid și impermeabil ce îmbracă corpul lor. Numai în regiunea de articulație a segmentelor, acest înveliș rămîne neimpregnat cu săruri și neîngroșat, permițînd mișcarea acestora.

Învelișul chitinos, rigid și impermeabil, este lepădat în mod periodic prin actul natural al năpîrlirii, dîndu-se prin aceasta posibilitatea de a crește și un alt înveliș nou de chitină ia locul, destul de repede, celui lepădat.

Actul năpîrlirii, în cursul căruia se produc modificări importante, reprezintă un moment critic din viața animalului.

La timpul normal de năpîrlire, între învelișul chitinos îngroșat și mineralizat și peretele corpului apare un strat subțire de apă (la artro-

podele acvatic) sau de aer (la cele terestre sau aeriene) apoi prin mișcări puternice ale corpului, crusta crapă mai întâi în regiunea anterioară, apoi pe linia mediană dorsală. Prin această deschizătură, animalul părăsește învelișul chitinos vechi, rămânând învelit doar cu tegumentul care a început deja să secrete un nou înveliș chitinos, o nouă cuticulă.

Perioada aceasta de timp, de câteva zile (4—6—8 zile), pînă ce animalul își reface un nou înveliș chitinos, este o perioadă critică din două puncte de vedere: mai întâi, pentru că acum el este fără apărare, la discreția altor animale (din această cauză în timpul năpîrlirii racii stau ascunși în locuri ferite); în al doilea rînd, din cauză că tegumentul fără crustă este permeabil pentru apă și săruri și, ca urmare, mediul interior este invadat de factori din mediul extern în virtutea legilor osmozei.

Modificările ce se produc în mediul intern al animalului sînt caracteristice procesului de năpîrlire și ele sînt urmarea nu numai a modificării permeabilității învelișului corpului ci și a modificării întregului metabolism.

Acum cantitatea totală de hemolimfă crește de vreo trei ori (în raport cu normalul) și abia după 12 ore din momentul năpîrlirii, cantitatea ei începe să scadă; după 7—8 zile revine la valoarea normală (fig. 115).

La fel crește cantitatea totală de Ca^{2+} solvat în hemolimfă, fără ca prin aceasta să se modifice concentrația lui; treptat apoi își revine la normal.

Cantitatea de glucoză din hemolimfă și glicogenul din hepatopancreas cresc; la fel crește și procentul de aminoacizi; în schimb scade azotul proteic în mușchi și în hepatopancreas.

Se mai produc și alte schimbări în compoziția mediului intern al animalului asupra cărora nu putem insista. Toate schimbările se petrec însă în așa fel încît metabolismul specific din cursul năpîrlirii se

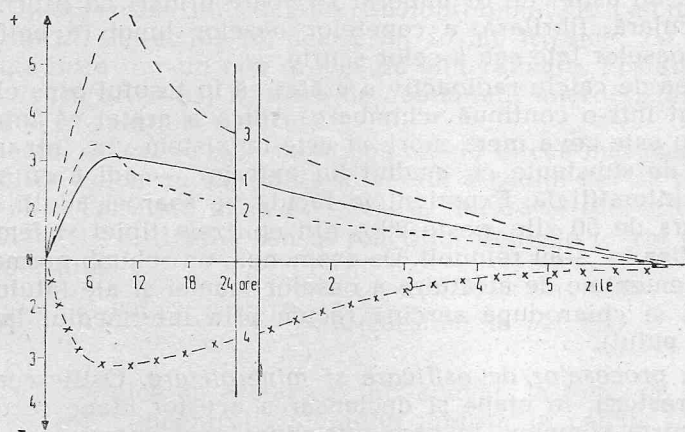


Fig. 115. Modificări ale chimismului mediului intern în cursul năpîrlirii la crustacei:

1 — cantitatea de hemolimfă; 2 — calciul solvat; 3 — glucoza; 4 — proteina musculară.

desfășoară într-un ritm destul de rapid, ceea ce face ca în 7—8 zile — la crustacei — noua crustă să fie formată.

Pe măsură ce noua crustă se formează, compoziția hemolimfei revine la normal (fig. 115).

Actul fiziologic este declanșat printr-un mecanism hormonal (a se vedea capitolul despre hormoni nevertebratelor).

2.4.2. ENDOSCHELETUL VERTEBRATELOR

Țesutul osos și odată cu el, întregul sistem osos, reprezintă din punct de vedere funcțional un tot viu, dinamic, într-o strînsă interdependență cu celelalte sisteme ale organismului sau, cu alte cuvinte, *sistemul osos reprezintă o unitate funcțională vie*.

Faptele pe baza cărora ajungem la această concluzie sînt multiple: unitatea de alcătuire biochimică dinamică; unitatea proceselor de osificare și mineralizare; evoluția coeficientului de mineralizare în cursul dezvoltării ontogenetice post-embriolare; structura morfofuncțională dinamică și unitară; proprietățile funcționale ale oaselor.

Unitatea de alcătuire biochimică dinamică. Țesutul osos în fiecare din segmentele osoase, este alcătuit dintr-o matrice organică de natură proteică — collagenul sau *oseina* (un oseomucoid) — impregnată cu săruri minerale: fosfat tricalcic (60%); fosfat trimagnezic (1,5%) și carbonat de calciu (6,6%); pe lângă acestea, glucide și lipide.

Orice os ținut 2—3 zile într-o soluție diluată cu HCl (1—3%) devine moale, ușor deformabil și elastic; este așa-numitul *os de oseină* care reprezintă doar matricea organică a osului normal — partea minerală a fost solvată în acid.

Orice os ținut într-un cuptor la 250—300°C, scos și răcit devine sfărîmicios; este *osul mineral*. Prin încălzirea la temperatură ridicată, substanța organică (matricea) a fost arsă și a rămas doar scheletul mineral. Pe un astfel de os mineral se poate urmări cu ușurință structura trabeculară, fibrilară, a capetelor oaselor lungi (a epifizelor) și a corpului oaselor late sau a celor scurte.

Utilizarea de calciu radioactiv a arătat că în țesutul osos elementele chimice sînt într-o continuă schimbare. Adică a arătat că întregul sistem osos nu este ceva inert, mort, ci este un sistem viu, într-un schimb permanent de substanțe cu mediul lui exterior — adică cu sîngele și cu plasma interstițială. Experiențele făcute pe șoareci adulți au arătat că, în decurs de 50 zile, peste 29% din epifizele tibiei și femurului și 7% din diafiza lor s-au reînnoit. De asemenea, un schimb permanent are loc între elementele de alcătuire a oaselor mamei și ale fătului în timpul sarcinii și chiar după sarcină (acum prin intermediul laptelui pe care-l suge puiul).

Unitatea proceselor de osificare și mineralizare. Osificarea se face în cursul creșterii, în etape și declanșarea acestor etape rezultă printr-un mecanism complex, în care intervine lobul anterior al hipofizei, paratiroidalele, tiroida și alte glande endocrine.

Procesul de osificare se petrece în două etape: în prima etapă, țesutul cartilagininos este distrus printr-un proces de liză și în locul lui se

dezvoltă un țesut conjunctiv de tip embrionar; în a doua etapă, țesutul conjunctiv de tip embrionar se transformă în țesut osos prin formarea substanței organice fundamentale, oseina și apoi impregnarea acesteia cu săruri minerale. Pentru ca procesul de osificare să se desfășoare normal, trebuie să fie îndeplinite următoarele condiții: aportul alimentar de elemente minerale și, mai ales, aportul de calciu și de fosfor să fie suficient, iar raportul dintre aceste două elemente să fie cel puțin 1:1. Din acest punct de vedere, laptele este alimentul cel mai bun, pentru că în lapte raportul dintre Ca/P este 1,52; prin alimentație, organismul să primească cantitatea suficientă de vitamine D sau de ergosteroli capabili să treacă, în organism, în vitamine D; să funcționeze normal glandele paratiroide și tiroida, care, prin hormonii ce-i secretă, reglează metabolismul calciului și fosforului;

Matricea organică a osului se formează în țesutul conjunctiv de osificare prin condensarea fibrelor de oseină. Aceasta apoi fixează pe rînd calciul și fosforul cu ajutorul fosfatazei. Fosfataza îmbogățește umorile osului în ioni PO_4^{3-} , prin eliberarea acidului fosforic din combinațiile hexozofosforice ale singelui, care se poate depune apoi în os sub forma de fosfat tricalcic. Această acțiune a fosfatazei a fost evidențiată în mod clar prin metoda histofiziologică: secțiuni proaspete de os, ținute într-o soluție de hexozomonofosfat de calciu, prezintă un proces intens de calcifiere; dacă însă înainte de introducerea în soluție de hexozomonofosfat de calciu, secțiunile de țesut osos erau ținute la temperatura de 60°C timp suficient pentru inactivarea fosfatazei, atunci calcifierea lor nu se mai produce. Fosfataza este abundentă în regiunile în care osificarea este intensă (cartilagiile de conjugare). Deși fosfataza joacă un rol așa de mare în procesele de osificare, totuși prezența ei nu este absolut indispensabilă.

La început, substanța (oseina) fixează calciul formînd un proteinat de calciu. Aceasta, împreună cu fosfatul eliberat în urma acțiunii fosfatazei asupra unor substanțe organice (hexozomono- și hexozodifosfat, ATP și CP), formează un complex: fosfoproteinat de calciu. În ultima etapă, fosforul și calciul formează un fosfat tricalcic ce se depune, iar proteina intră într-un nou proces de mineralizare. Fosfatul de calciu există în os (în orice os) în stare de combinații microcristaline cu carbonații ca și în apatitele naturale.

Carbonatul de calciu este sarea combinată în cea mai mare proporție cu fosfatul de calciu în substanța minerală a osului dar se mai găsește, pe lângă el, o cantitate mică de clorură, fluorură și hidroxid de calciu.

La nivelul de osificație, sensul reacțiilor depinde foarte mult de valoarea raportului:

$$\frac{[\text{PO}_4^{3-}]^2/2 \cdot [\text{Ca}^{2+}]^3}{[\text{PO}_4]_2\text{Ca}_3} = K \text{ (constant la } pH \text{ fix)}$$

Analizele chimice au arătat că, într-adevăr, la locul de osificare (și de mineralizare) concentrația mediului interior în calciu, fosfat și fosfatază este destul de ridicată.

Lichidele interstițiale în contact cu fosfatul tricalcic al substanței osoase sînt saturate în fosfat tricalcic și orice creștere a ionilor PO_4^{3-} și Ca^{2+} în sînge este urmată de o precipitare, o depunere a fosfatului

tricalcic, astfel că valoarea raportului de mai sus se menține constantă. Atunci când, din lipsa sărurilor minerale în alimentație sau din cauza metabolismului mineral viciat, concentrația celor doi ioni din sânge scade, raportul se menține constant în urma solvării unei cantități de fosfat tricalcic în lichidul interstițial și apoi în sânge; are loc un proces antagonist osificării: demineralizarea.

În cazul fracturilor, în cursul procesului de refacere, se constată o demineralizare a osului simetric, destul de intensă și o ușoară demineralizare a întregului sistem osos, fenomen care asigură astfel refacerea osului fracturat. Unitatea de răspuns care implică mai întâi osul simetric, dar și a întregului sistem osos, este realizată de către sistemul regulator-integrator, o nouă dovadă despre unitatea lui.

Evoluția coeficientului de mineralizare (indice de calcifiere) în cursul dezvoltării postembrionare. Gradul de mineralizare al oricărui os este dat de raportul P/N (fosfatul conținut în oase și azotul din acestea, adică dintre substanța minerală și substanța organică a osului).

Valoarea acestui raport se schimbă în cursul dezvoltării organismului, în funcție de regimul alimentar (care se schimbă după vîrstă) și în funcție de metabolismul organismului. Dacă se urmărește evoluția coeficientului P/N pentru diferite oase, la om sau la animale, se observă un paralelism perfect (fig. 116): în cursul alimentației cu lapte, după naștere, valoarea lui scade treptat, ceea ce arată o creștere mai intensă a matricei organice a osului decît a substanței minerale; aceasta pentru că laptele este foarte bogat în substanță organică și mai sărac în substanțe minerale. Din momentul în care copilul trece la alimentație mixtă (fructe, legume etc.), coeficientul de mineralizare crește; acum aportul alimentar de substanțe minerale crește față de substanțele organice. În perioada pubertății există un echilibru între depunerea de substanță minerală și organică, care se evidențiază prin aceea că valoarea raportului P/N se menține aproape neschimbată; aceasta trebuie pusă în legătură cu noul echilibru hormonal al organismului. La adult depunerea de substanță minerală este masivă, iar valoarea coeficientului crește. La bătrîni, dimpotrivă, are loc un proces de de-

mineralizare, care face ca valoarea indicelui de calcifiere să scadă treptat. La bătrîni aportul alimentar de săruri minerale nu scade, dar scade capacitatea de absorbție a acestora la nivelul tubului digestiv.

Structura morfofuncțională dinamică. Dispoziția substanței osoase în interiorul oaselor depinde de funcția pe care o îndeplinesc acestea. Pentru un femur, de exemplu, în diafiză substanța osoasă este compactă, așezată în sisteme haversiene orientate în lungul acesteia; în epifize, substanța osoasă este dispusă sub forma de trabecule osoase care sînt orientate paralel cu direcția de acțiune a forței (fig. 117).

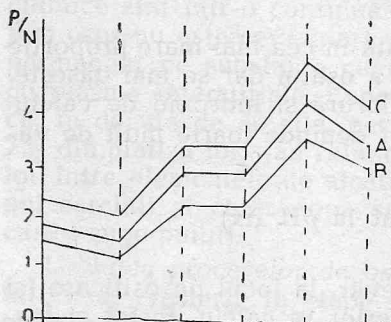


Fig. 116. Evoluția coeficientului de mineralizare în femur (A), humerus (B) și tibia (C), în cursul vieții:

a - sugar; b - copil; c - pubertate;
d - adult; e - bătrîn.

Orientarea această caracteristică, a trabeculelor osoase, se face numai din momentul cînd puiul de mamifer s-au copilul face primii pași. Mai mult, această orientare se poate schimba atunci cînd direcția de acțiune a forței asupra osului se schimbă, ceea ce se poate observa la animale, cînd în urma fracturilor se înlocuiesc unele piese osoase cu altele. Această schimbare este posibilă datorită faptului că oasele nu sînt moarte, inerte; în interiorul lor se desfășoară procesul continuu de reînnoire a substanței osoase și a trabeculelor; în interiorul lor se desfășoară procese de metabolism specific.

Proprietățile funcționale ale oaselor. Oasele sînt rezistente și elastice. Rezistența lor se datorește prezenței scheletului mineral, iar elasticitatea se datorește existenței matricei osoase organice.

Rezistența oaselor depinde de felul acțiunii mecanice exercitate asupra lor (tracțiune, torsiune, flexiune), secțiunea și vîrsta, ca și de osul considerat.

Felul acțiunii mecanice. Pentru *tracțiune*: mușchiul rezistă la o tracțiune de 0,038 kg/cm², arterele 0,140, nervii 1,350, tendonul 6,250 iar osul la o tracțiune de 7—12 kg/cm²; pentru *torsiune*: humerusul se rupe sub o greutate de 40 kg, iar radiusul sub 12, femurul sub 89, tibia sub 48 iar peroneul se rupe sub o greutate de 6 kg; pentru *flexiune*: humerusul se rupe sub o greutate de 174—276 kg, iar femurul la una de 263—400 kg.

Secțiunea osului. Dacă se raportează greutatea la unitatea de secțiune, atunci oasele compacte au aceeași valoare de circa 8 kg/cm², iar oasele spongioase circa 0,2/cm² indiferent de os.

Vîrsta osului. Osul de adult suportă tracțiuni de 8—12 kg/cm², osul bătrîn suportă tracțiuni de 6—7 kg/cm².

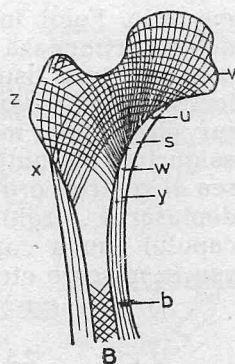


Fig. 117. Dispoziția substanței osoase într-un os lung:

B — măduvă; b — os compact; s, u, v, w, x, y, z — trabecule osoase în epifiză.

2.5. SISTEMUL MUSCULAR

Aparatul muscular cu cele două componente ale sale, *musculatura netedă și musculatura striată* este un sistem efector motor care joacă un rol foarte important atât în integrarea internă cit și în cea externă a organismului animal, dacă avem în vedere faptul că aproape nu există un act fiziologic fără o componentă motoare.

Deși deosebite din multe puncte de vedere (anatomic, morfologic, biochimic, biofizic etc.) cele două categorii de mușchi au ca element funcțional comun *contractilitatea*, adică proprietatea de a transforma energia potențială — energia chimică a legăturilor fosfat-macroergice — în energie cinetică, mișcare și pe această bază pot efectua un lucru

mecanic. Felul în care realizează mișcarea este însă diferit: mușchii netezi acționează prin presiune; mușchii striati, scheletici, acționează prin tracțiune asupra pîrghiilor osoase. De aici și sarcinile diferite ale lor: *mușchii netezi* micșorează lumenul vaselor de sînge, reglînd debitul circulator; modifică tonusul și lumenul tubului gastrointestinal asigurînd mărunțirea alimentelor și tranzitul digestiv; asigură umplerea și golirea organelor cavitare etc., *mușchii striati scheletici* asigură deplasarea pîrghiilor osoase și prin aceasta mișcarea membrelor, a capului sau a corpului în întregime, păstrarea echilibrului în repaus sau în mișcare etc.

2.5.1. FIZIOLOGIA MUȘCHILOR STRIAȚI SCHELETICI

Particularități morfofuncționale. Aspectul funcțional specific al mușchilor, contracția lor, este legat în primul rînd de activitatea țesutului muscular dar, la realizarea lui, participă și toate celelalte țesuturi asociate.

Țesutul conjunctiv, de la membranele Z și pînă la învelișul conjunctiv muscular, asigură integrarea contracției miofibrilelor în aceea a fibrelor musculare și a acestora în contracția mușchiului; de asemenea, prin mijlocirea tendoanelor, asigură transmiterea contracției musculare la pîrghiile osoase de care aceștia sînt inserați. În plus participă și la elasticitatea mușchilor.

Sistemul de arteriole, capilare și venule, particular de dezvoltat, asigură un debit circulator mare, pe măsura consumului de metaboliți; participă de asemenea la elasticitatea mușchilor.

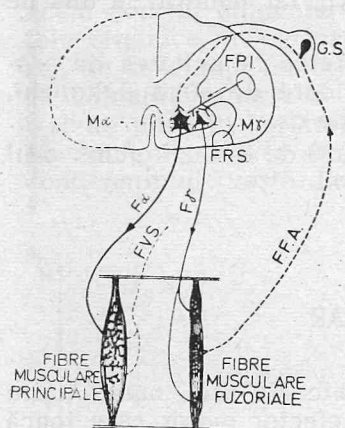


Fig. 118. Inervația mușchilor :

Ma — motoneuron alfa, din coarnele ventrale ale măduvei, al cărui axon gros (*Fpa*) inervează fibrele musculare principale; *F.V.S.* — fibre nervoase vegetative simpatice; *Mγ* — motoneuron gamma din coarnele ventrale, al cărui axon subțire (*Fγ*) inervează capetele fibrelor musculare fuzoriale; *F.F.A.* — dendritul neuronului senzitiv din ganglionul spinal (*G.S.*); *F.R.S.* — fascicul reticulo-spinal; *F.P.I.* — piramidal încrucișat.

Inervația mușchilor (fig. 118) este senzitivă și motoare.

Majoritatea fibrelor musculare — fibrele principale — aproximativ 2/3 din total, sînt mari și au o inervație motoare și una vegetativă — trofică. Fibrele nervoase somatice, motoare, axoni ai motoneuronilor mari, alfa, din coarnele anterioare ale măduvei spinării, ajunse la mușchi se ramifică și se termină la nivelul plăcilor motoare. Numărul fibrelor musculare inervate de același axon variază de la 10 la 120 și împreună formează o *unitate motoare terminală* (fig. 119) care este de fapt o unitate funcțională. În mușchii albi, cu o contracție mai rapidă, unitățile motoare terminale au puține fibre musculare pentru un axon; în mușchii roșii cu o contracție mai lentă, dimpotrivă, numărul fibrelor musculare dintr-o unitate motoare terminală este mult mai mare. Pe fibrele musculare lungi există mai multe plăci motoare.

La fibrele musculare principale vin și fibre nervoase vegetative simpatice, postganglionare, cu rol trofic-adaptativ, ce se termină la nivelul unor plăci vegetative.

Restul de aproximativ 1/3 dintre fibrele musculare ale unui mușchi scheletic sînt *fibre fuzoriale*, cu o inervație dublă: la capetele fibrei musculare se termină fibre nervoase somatice motoare, subțiri, axoni ai motoneuronilor gama din coarnele anterioare ale măduvei spinării; la partea mijlocie a fibrei musculare se termină ramificat și în spirală, dendritul unui neuron senzitiv bipolar din ganglionul spinal — este fusul neuromuscular, proprioreceptor, excitat prin întinderea fibrei musculare corespunzătoare.

Inervația senzitivă a mușchiului este întregită de către fusurile neurotendinoase Golgi.

Despre funcționarea și semnificația inervației senzitive și motoare a mușchilor scheletici se va discuta mai departe.

Tesutul muscular este un sistem transductor, capabil să transforme energia potențială, chimică, a legăturilor fosfat-macroergice în energie cinetică pe seama căreia mușchiul efectuează lucru mecanic. Această activitate proprie musculară este asigurată de o infrastructură adecvată, caracterizată prin:

a) prezența miofibrilelor — elementul contractil — cu dispoziția caracteristică a proteinelor contractile, miozina și actina, ceea ce face posibilă scurtarea fibrelor musculare pe diametrul longitudinal;

b) conținutul ridicat de compuși macroergici (ATP și CP) ca și de glicogen; posibilitatea utilizării energetice a acizilor grași;

c) posibilitatea fixării unei cantități însemnate de oxigen datorită prezenței pigmentului respirator miohemoglobina cu afinitatea lui pentru oxigen mult mai mare decît a hemoglobinei; numai pentru presiuni parțiale de oxigen inferioare la 5 mmHg, mioglobina prezintă un procent de saturare mai mic de 60%. Se pare că mioglobina acționează ca un rezervor de oxigen în mușchi: în timpul contracției musculare, debitul sanguin poate fi extrem de redus, el se mărește din nou cînd mușchiul se relaxează; pe timpul perioadei de ischemie, mușchiul utilizează oxigenul care îi este furnizat de mioglobina care s-a încărcat înaintea contracției.

d) organizarea cu totul particulară a reticulului endoplasmatic, ca sistem integrator (fig. 120), cu cele două componente ale lui: *reticulul sarcoplasmatic* propriu-zis, format din tuburi dispuse longitudinal printre miofibrile și *tuburile transversale* la nivelul membranelor Z. Avînd

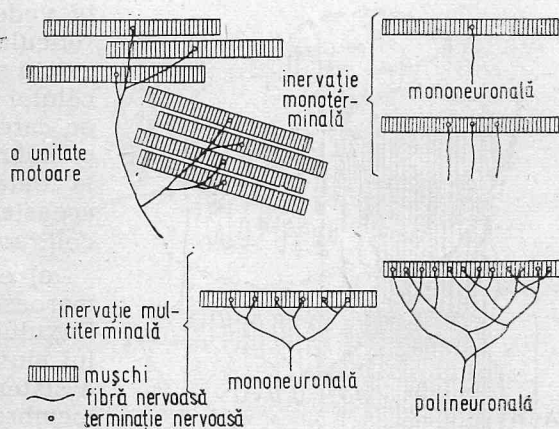


Fig. 119. Diferite tipuri de inervație motoare a mușchilor.

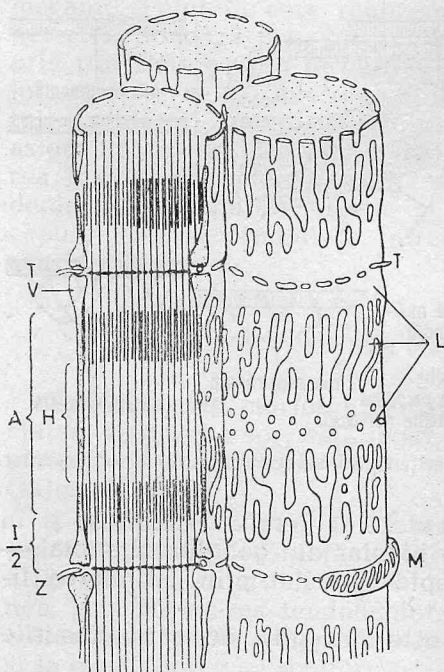


Fig. 120. Dispoziția reticulului endoplasmatic în fibrele musculare:

T — tuburi transversale; L — longitudinale; M — mitocondrie.

se întind — se extind — pentru ca să revină la inițial atunci când tracțiunea încetează.

Mușchiul în repaus posedă o elasticitate scăzută dar perfectă; această elasticitate se păstrează și în timpul contracției, în condiții fiziologice, cea ce face posibilă revenirea pîrghiilor osoase la poziția lor inițială.

Elasticitatea mușchilor depinde în primul rînd de aceea a fibrelor musculare, cu toate elementele infrastructurale, dar la realizarea ei mai participă și elasticitatea țesuturilor asociate (țesutul conjunctiv, vasele de sînge, nervii etc.). Chiar și în repaus, mușchiul se găsește într-o ușoară tensiune elastică a cărei valoare este mai mare după o alundire decît după o scurtare (fig. 121).

La nivel ultrastructural, elasticitatea este legată de discurile clare, care prin tracțiune se măresc (fig. 122), punînd sub tensiune întreaga fibră musculară.

Pentru modul de funcționare al mușchilor, elasticitatea și tonusul elastic, au o mare importanță și anume: micșorează mult inerția inițială a mișcărilor; împiedică ruperea fibrelor musculare și a mușchilor în timpul contracțiilor bruște și puternice și, în special, în cazul celor izometrice; micșorează cu $1/4$ cheltuiala energetică din activitate; ameliorează randamentul muscular;

în vedere comportarea deosebită a reticulului endoplasmatic față de calciu și dispunerea lui în interiorul celulei musculare, subliniem rolul pe care-l joacă în transmiterea impulsului excitator de la sarcolemă la toată masa de miofibrile și, prin aceasta, integrarea excitației și a contracției;

e) existența unei populații numeroase de mitocondrii, pe măsura fluxului energetic ridicat al țesutului muscular și lipsa aproape totală a sistemului de sinteză proteică — membranele ergastoplasmice cu ribozomi și sistemele golgiene.

Proprietățile funcționale ale mușchilor. Proprietățile de bază ale țesutului muscular și ale mușchilor, care ne dau posibilitatea să înțelegem modul lor de funcționare sînt:

a) elasticitatea și extensibilitatea; b) excitabilitatea; c) contractilitatea.

Elasticitatea musculară. Ca toate structurile vii, mușchii sînt extensibili și elastici: supuși unei tracțiuni aplicată la capetele lor, ei

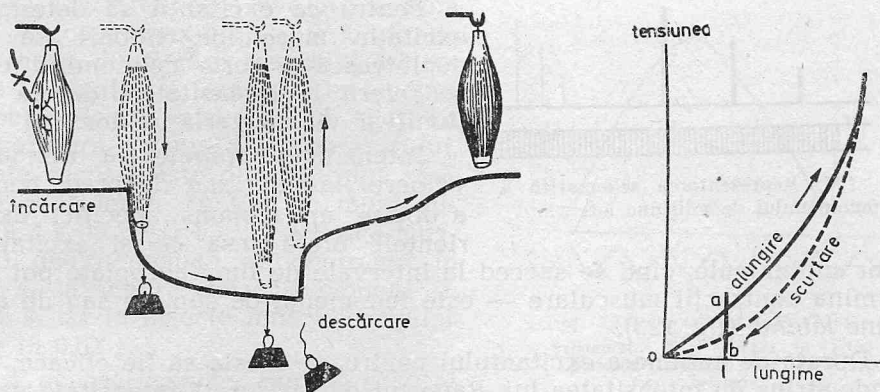


Fig. 121. Elasticitatea musculară.

Pe baza elasticității se realizează în mușchi un mod particular de contracție — *contracția tonică* — o stare de tensiune permanentă, întreținută de influxuri motoare ce vin de la centrii nervoși; secționarea nervilor motori face să dispară acest tonus muscular (asupra acestei probleme se va reveni mai departe).

Excitabilitatea musculară exprimă proprietatea pe care o au mușchii de a răspunde prin contracție la acțiunea excitanților. Excitabilitatea este legată deci în mod organic de contractilitate iar aceasta din urmă este manifestarea specifică a excitabilității. *Excitantul natural* al mușchilor este influxul nervos pornit din centrii motori și care ajunge la mușchi prin nervii motori. Mai există însă și o serie de factori mecanici, fizici sau chimici care pot excita mușchiul — aceștia sînt *excitanți artificiali*; față de aceștia însă țesutul muscular este mai puțin sensibil.

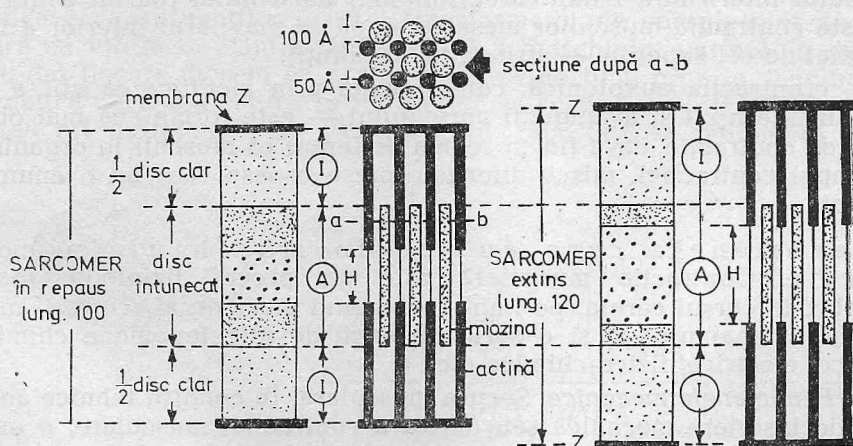


Fig. 122. Modificările ultrastructurale ale unui sarcomer în cursul întinderii.

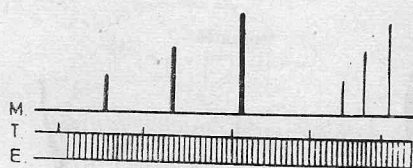


Fig. 123. Reprezentarea schematică a fenomenului de adițiune latentă.

Pentru ca excitanții să determine excitația mușchilor, trebuie să îndeplinească o serie de condiții care se referă la intensitatea, durata acțiunii și viteza variației lor.

Intensitatea trebuie să atingă o valoare liminală sau de prag, pentru a obține un răspuns specific. Experiențele arată însă că și excitațiile ușor subliminale, când se succed la intervale de timp apropiate pot determina contracții musculare — este fenomenul de sumare sau de *adițiune latentă* (fig. 123).

Durata de acțiune a excitantului pentru ca acesta să fie eficace, depinde strâns de intensitatea lui. Raportul dintre durată-intensitate va fi analizat mai mult la fiziologia sistemului nervos.

Orice *variație bruscă* în intensitatea unui excitant poate, de asemenea, să provoace excitația mușchilor; creșterile sau descreșterile lente nu sînt eficace chiar dacă întrec valorile liminale.

Contractilitatea este proprietatea fibrelor musculare, a țesutului muscular și a mușchilor, de a răspunde prin scurtare și îngroșare atunci cînd sînt excitați. Datorită acestei proprietăți, mușchii sînt capabili să determine mișcarea pîrghiilor osoase unele față de altele, adică să realizeze fenomenele de mișcare specifice animalelor.

Concomitent cu scurtarea mușchilor au loc în interiorul acestora și modificări ale tonusului intern. În raport cu relația care există între scurtarea mușchiului și modificarea tonusului intern al acestuia, contracția poate fi de trei feluri:

— contracția izotonică, caracterizată prin scurtare fără modificarea tonusului interior (de acest tip ar putea fi considerată contracția mușchilor ridicători ai pleoapelor).

— contracția izometrică, caracterizată prin creșterea exagerată a tonusului intern fără modificarea lungimii mușchiului (de un astfel de tip este contracția mușchilor maseteri după ce maxilarul inferior a fost apropiat de cel superior — strîngerea din dinți).

— contracția auxotonică, caracterizată prin modificarea atît a tonusului intern cît și a lungimii mușchiului — este forma cea mai obișnuită de contracție, dacă ținem seama de faptul că mușchii în organism, în timpul contracției, mișcă diferitele piese osoase care au o anumită greutate.

Fenomenele care au loc în mușchiul în contracție. Contracția musculară este un proces fiziologic foarte complex în cursul căruia, pe lîngă fenomenul mecanic al scurtării mușchiului, se mai produc și o serie întreagă de alte fenomene chimice, termice, electrice, fizico-chimice etc.

a. *Fenomenele mecanice*. Secusa musculară. În condiții tehnice adecvate de înscriere mecanică sau optică a contracției musculare, o excitație de valoare liminală sau supraliminală, unică, determină o contracție unică — *secusa musculară*. După o *perioadă latentă* pregătitoare,

începe scurtarea care evoluează pînă la o valoare maximă — *perioada de contracție* după care mușchiul își revine la poziția și forma de la început — *perioada de relaxare* (fig. 124). La temperatura obișnuită a laboratorului, durata secusei este diferită după speciile considerate. Astfel, la melc durează 4 s, la pești 1 s, la broască mușchiul gastrocnemian se contractă în 0,12 s, la iepure mușchii gemeni în 0,086 s, iar la insecte mușchii aripilor doar în 0,03 s.

La aceeași specie, durata secusei este diferită după cum avem în vedere mușchi albi (cu o contracție mai rapidă), sau mușchi roșii (cu o contracție mai lentă). De asemenea este diferită după vîrstă, la copii fiind mai scurtă decît la adulți și la aceștia mai scurtă decît la bătrîni.

La animalele poikiloterme, durata secusei este dependentă de temperatură. La animalele homeoterme, influența temperaturii este mult mai restrînsă. La toate, oboseala face să crească durata secusei, prin creșterea perioadei latente și a celei de relaxare.

Deși mușchii, ca și alte organe excitabile, se supun legii „totul sau nimic”, totuși la prima vedere se pare că există o relație între mărimea excitantului ce acționează și aceea a răspunsului. Acest lucru se poate observa cînd se lucrează cu mușchi formați din multe unități motoare terminale, cum este gastrocnemianul de broască de exemplu. În realitate însă legea totului sau nimic este respectată și în acest caz, cu condiția ca excitantul să determine răspunsul din partea tuturor unităților motoare terminale deodată (fig. 125).

Pentru prima dată Ch. Richet a arătat că viteza de contracție este o caracteristică specifică a mușchilor. Structura sarcomerei este identică în toți mușchii dar proprietățile biochimice și starea fizico-chimică a constituenților acestui transformator de energie sînt de așa natură că viteza de contracție specifică a mușchiului variază în limite mari, dar fiecare mușchi își are unitatea sa de timp propriu. Cheltuiala energetică necesară pentru ca un mușchi să susțină o contracție în timp de 100 ori unitatea sa de timp propriu, raportată la sarcomeră, este

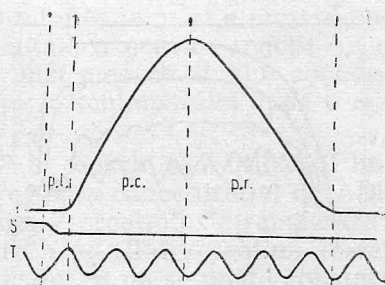


Fig. 124. Secusa striată (M):

S — excitantul; T — timpul în 1/100 s;
p.l. — perioada latentă; p.c. — scurtare;
p.r. — relaxare.

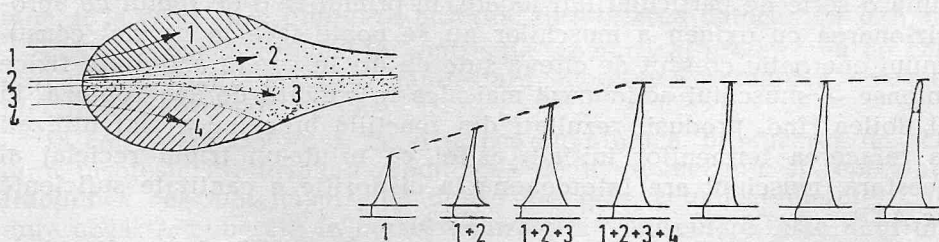


Fig. 125. Reprezentarea schematică a relației dintre forța de excitare și mărimea contracției unui mușchi format din patru unități motoare terminale 1, 2, 3, 4.

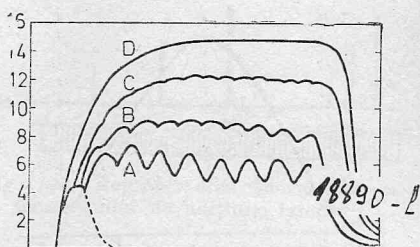


Fig. 126. Trepte ale fenomenului de tetanizare completă (D) pornind de la treapta A de tetanos incomplet.

unei secuse, are loc o însumare a fenomenului mecanic al contracției acestuia, obținându-se o *contracție susținută de tip tetanic* (fig. 126); dacă intervalul dintre excitațiile succesive este mai scurt decât durata perioadei latente și de contracție la un loc, sumarea este completă și vorbim de *tetanos complet* sau *perfect*; dacă intervalul este mai mare decât suma celor două perioade și mai mic decât durata secusei în întregime, sumarea este incompletă — este *tetanosul incomplet* sau *imperfect* (fig. 126). Astfel, pentru a obține tetanizarea completă a mușchiului gastrocnemian de broască sînt necesare cel puțin 20 excitații/s; pentru mușchii rapizi ai mamiferelor, 100/s; pentru mușchii insectelor 300—400 excitații/s.

Între frecvența și intensitatea excitantului pe de o parte și înălțimea contracției tetanice pe de alta, există relații determinante: pînă la o anumită limită, înălțimea contracției crește odată cu creșterea frecvenței și intensității excitantului; peste această limită relația se schimbă în sensul că, cu cît este mai mare frecvența și intensitatea, cu atît înălțimea contracției tetanice este mai mică. Pentru gastrocnemianul de broască, la temperatura laboratorului de +26°C, frecvența optimă este de 200/s.

b. *Fenomenele biochimice*. Sursa energiei de activitate musculară este reprezentată de către cele două substanțe macroergice: ATP și CP (fosfagenul); regenerarea acestora se face însă pe seama glucidelor și lipidelor.

Mecanismul biochimic al contracției musculare este complex și prezintă o serie de particularități legate, în primul rînd de faptul că aprovizionarea cu oxigen a mușchilor nu se poate face la nivelul consumului energetic crescut de cîteva sute de ori în cursul activității fizice intense — mușchiul acționează mai ales în condiții de anaerobioză; în al doilea rînd, produșii rezultați din reacțiile biochimice sînt utilizați la refacerea termenilor inițiali, astfel că printr-un triplu reciclaj al acestora, mușchiul are întotdeauna la dispoziție o cantitate suficientă de ATP.

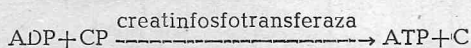
Contracția musculară debutează cu hidroliza ATP-ului realizată de către complexul miozină — Mg^{2+} activat de Ca^{2+} eliberat de veziculele reticulului sarcoplasmatic, cu producere de ADP, fosfat anorganic și

aproape aceeași. Un tetanos de 0,1 secunde pentru o musculiță reprezintă aceeași cheltuială energetică ca și un tetanos de 1,0 s pentru sarmomera păsării muscă, de 10 s pentru aceea de barză și 100 s pentru aceea de balenă (aceste valori sînt valabile pentru vitezele specifice de contracție: 0,001 s la insecte, de 0,01 s la pasărea muscă, 0,1 s pentru barză și 1,0 s pentru balenă).

— Tetanosul muscular. Cînd un mușchi se excită succesiv, la intervale de timp mai mici decît durata

energie; cea mai mare parte a acesteia este căldură (75%), iar restul alte forme printre care și cea de scurtare a miofibrilelor și a mușchiului în întregime. Multă vreme proba experimentală a acestor reacții nu a fost stabilită și, ca urmare și realitatea ei, mai ales că nivelul concentrației de ATP (care este de 2—3 $\mu\text{mol/g}$) nu se schimbă nici după o activitate pînă la epuizarea mușchiului.

Din momentul descoperirii prezenței CP în mușchi și a utilizării lui, lucrurile s-au clarificat în mare măsură. Creșterea concentrației de ADP (rezultat din hidroliza ATP) activează enzima „creatinfosfotransferaza” care catalizează revenirea la echilibru, hidrolizînd CP în creatină, fosfat și energie, pe seama căreia reface ATP-ul, astfel că nu se poate constata nici o variație a concentrației acestuia:



Utilizînd fluorodinitrobenzen pentru a inhiba creatinfosfotransferaza, Wilkie a arătat că: 1) mușchiul de broască tratat la 0°C în acest mod se contractă normal timp de 100 de secunde musculare; 2) în acest timp, ATP-ul este hidrolizat, dar CP-ul nu este.

În condițiile normale, diminuarea stocului de creatinfosfat consumat în activitatea musculară este compensată prin reacții de reconstituire; în anaerobioză, prin utilizarea glicolitică a glicogenului sau glucozei; în aerobioză, prin utilizarea oricărui substrat, cum sînt fragmentele de acetyl-CoA obținute din acizi grași, ori acid piruvic, în sistemul oxidativ al ciclului Krebs și al cătenei de respirație. Mărirea cantității de ATP are drept urmare și creșterea cantității de CP.

La nivelul celular, mecanismul biochimic al resintezei ATP-ului poate fi reprezentat ca în figura 127.

În condiții de efort muscular intens și susținut, cînd aportul de oxigen este cu totul insuficient, utilizarea glicogenului și a glucozei are ca produs final acidul lactic care pe măsura producerii trece în sînge, ajunge la ficat și aici este utilizat în proporție de 1/5 în procese de ardere cu oxigenul iar 4/5 la resinteza de glucoză și glicogen. Cînd concentrația de acid lactic în mușchi întrece un nivel critic, acesta blochează întregul biochimism al contractiei și activitatea mușchilor este mult inhibată.

Formarea și acumularea acidului lactic în timpul contracțiilor musculare creează starea de „datorie de oxigen” a cărei mărime depinde strîns de durata și intensitatea efortului muscular (fig. 128); antrenamentul la efort fizic limitează puternic dezvoltarea datoriei de oxigen.

c. *Fenomenele termice.* În contracția izometrică, producerea de căldură este aproape singura manifestare energetică actuală a energiei potențiale consumate.

În contracția izotonică, ca și în cea auxotonică, producerea de căldură însoțește întotdeauna producerea de lucru mecanic și reprezintă fracțiunea cea mai importantă dintre energiile actuale eliberate. Căldura aceasta, eliberată în cursul contracțiilor musculare, este unul din factorii cei mai importanți ai mecanismului termoregulator al homeotermelor.

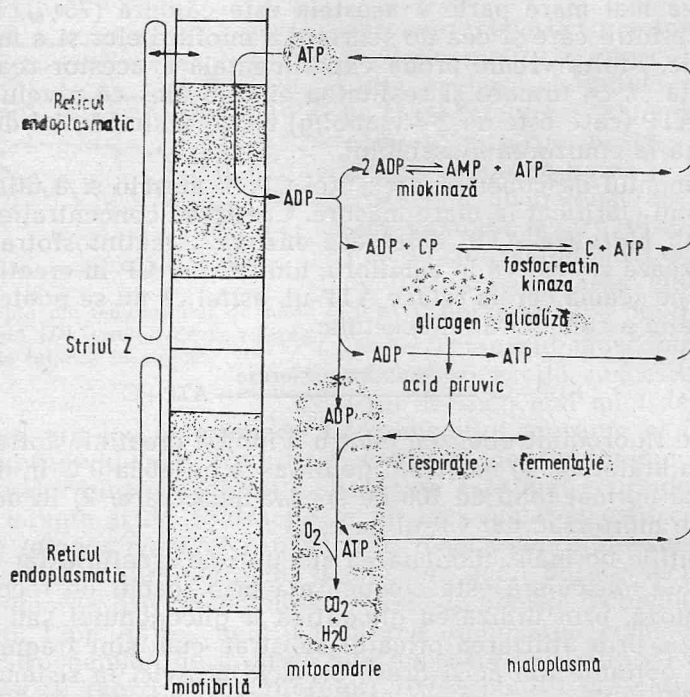


Fig. 127. Schema mecanismului de regenerare a ATP în fibra musculară în timpul contracției acesteia.

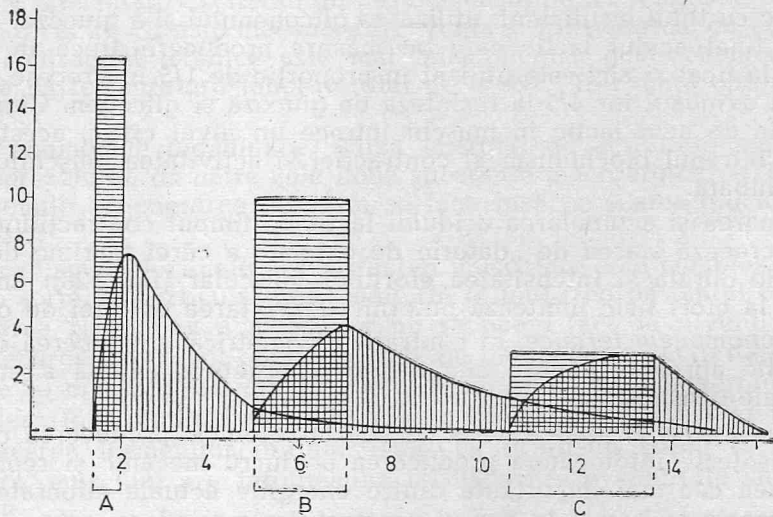


Fig. 128. Relația ce există între durata efortului și datoria de oxigen. : Coloanele hașurate orizontale reprezintă necesarul de O₂; zonele hașurate vertical arată satisfacerea necesarului de O₂; A — efort scurt și intens; B — mediu; C — de durată.

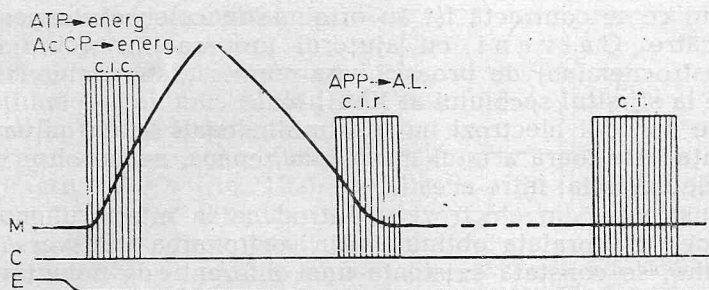


Fig. 129. Perioadele de eliberare a căldurii (C) în timpul secusei musculare (M):

c.i.c. — căldură inițială de contracție; *c.i.r.* — inițială de relaxare; *c.i.* — întârziată.

Utilizarea termometrelor foarte sensibile, la început, apoi utilizarea cuplurilor termoelectrice și a termistoarelor, au arătat că, în mușchiul în contracție, căldura se eliberează în două etape (fig. 129): o *căldură inițială* și o *căldură întârziată*. Căldura inițială se dezvoltă atât în prezența oxigenului cât și în lipsa acestuia, pe când cea întârziată se dezvoltă numai în prezența oxigenului.

În timpul contracțiilor unice (a secuselor) căldura inițială se eliberează în două faze: *căldura inițială imediată* — de contracție propriu-zisă și *căldura inițială de relaxare*.

În cursul contracțiilor susținute (tetanice), căldura se eliberează în trei etape (fig. 130); *căldura inițială imediată*, *căldura inițială de relaxare* și *căldura de susținere*.

Căldura inițială imediată corespunde hidrolizei acidului ATP și a CP în perioada latentă a secusei. Căldura inițială de relaxare, care reprezintă aproximativ 31% din toată căldura inițială, corespunde transformării acidului piruvic în acid lactic; în cursul intoxicației mușchiului cu acid moniodacetic (deci în timpul blocării metabolismului glucidic din mușchi) această căldură nu se mai produce.

Căldura inițială, cu toate fazele ei, se dezvoltă într-un timp scurt care nu întrece niciodată o secundă, la homeotermele terestre. Căldura întârziată corespunde perioadei aerobe a biochimismului muscular; ea rezultă din oxidarea a 1/5 din acidul lactic rezultat și are o evoluție lentă putînd dura mai multe minute după sfîrșitul contracției și corespunde stadiului de refacere a mușchiului; cu cît procesele de refacere evoluează mai rapid cu atît și valoarea căldurii întârziate este mai mare.

d. *Fenomenele electrice*. Cu-noștințele noastre asupra fenomenelor electrice care se petrec

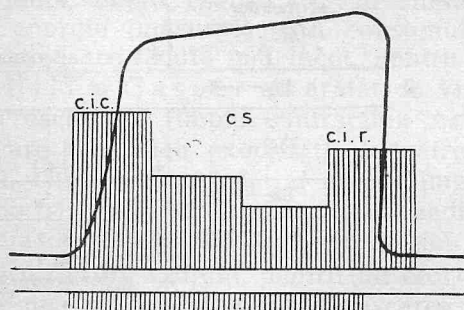


Fig. 130. Producerea de căldură în timpul contracției tetanice:

c.i.c. — căldură inițială de contracție; *c.i.r.* — de relaxare; *c.s.* — de susținere.

în mușchiul ce se contractă își au originea în celebrele experiențe făcute de către Galvani cu ajutorul preparatelor neuromusculare (sciatic-gastrocnemian) de broască, așa-numita „laba galvanoscopică”, încă de pe la sfârșitul secolului al XVIII-lea.

Dacă se pun doi electrozi impolarizabili legați la un galvanometru, pe suprafața exterioară a unui mușchi în repaus, nu se observă nici o diferență de potențial între aceștia.

Dacă însă unul din electrozi se introduce în interiorul mușchiului, sau se pune pe suprafața obținută prin secționarea transversală totală a mușchiului, se constată existența unei diferențe de potențial: suprafața externă apare încărcată pozitiv iar interiorul (sau suprafața de secțiune) apare negativ. Diferența aceasta de potențial a fost numită *potențial de repaus* sau *curent de repaus* al mușchiului și are o valoare de 0,03 volți.

Mulți cercetători au considerat că diferența de potențial de repaus al mușchiului nu apare decât în momentul când se lezează acesta, în urma secționării, sau a introducerii electrodului; din această cauză ei au numit-o și *curent de demarcație* sau de *leziune*.

Diferența de potențial de repaus dintre suprafața externă și cea de secțiune a mușchiului se datorește unor fenomene de membrană și în special, unei permeabilități selective a membranei fibrelor musculare.

După excitarea mușchiului secționat se observă o schimbare și în starea lui electrică: are loc o micșorare bruscă, de scurtă durată, a potențialului de repaus, are loc o depolarizare parțială, temporară a mușchiului.

După excitarea mușchiului nelezat se constată că suprafața acestuia, în locul excitat devine pentru un moment electronegativă față de zonele învecinate, care rămân electropozitive; aceasta nu rămâne însă staționară ci se propagă de-a lungul întregului mușchi, ca o undă de depolarizare, o undă negativă. Ea a mai fost numită și *curent de acțiune* al mușchiului. Dacă se înscrie grafic variația negativă din mușchiul excitat, se obține o curbă caracteristică, bifazică (fig. 131). Această variație negativă este capabilă să excite nervul unui preparat neuro-muscu-

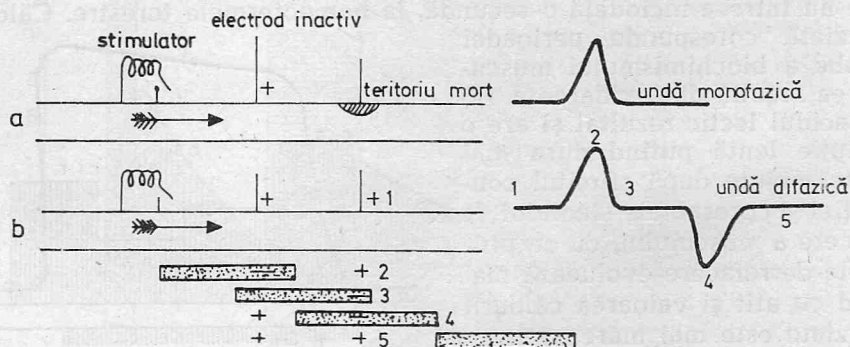


Fig. 131. Înregistrarea potențialului de acțiune la un fascicul restrins de fibre musculare paralele:

a — înscriere monofazică și difazică (b).

lar, determinînd așa-numita *contractie indusă*.

Variația negativă — curentul de acțiune — al mușchiului, se produce în perioada latentă a secusei musculare și durează aproximativ 0,03 s (fig. 132); în cazul contractiilor tetanice, variațiile negative din mușchi nu se însumează, ci se produc separat pentru fiecare excitație aplicată (fig. 132).

e. Alte fenomene. Schimbări de formă și volum. În timpul contracției, volumul mușchiului practic nu se schimbă, forma lui însă se schimbă: obișnuit mușchiul scheletic se scurtează și se îngroașă (își micșorează diametrul longitudinal și-l mărește pe cel transversal).

— Schimbări ale pH-ului. Pentru mușchiul izolat, prin contracții repetate, pH-ul intern din ușor alcalin cum era în repaus, devine acid în urma acumulării de acid lactic. Pentru mușchiul în organism, în faza de scurtare, la începutul ei, devine ușor acid și la sfîrșitul contracției devine iarăși ușor acid, prin formarea de acid lactic; după oxidarea acestuia pH-ul își revine la ușor alcalin, cum este în repaus.

Schimbări de viscozitate. Cînd un mușchi se contractă, își schimbă forma. Moleculele sale constitutive, se dispun într-o nouă ordine. Deplasarea lor este frînată de către viscozitatea protoplasmei intra- și extrafibrilară și necesită o cheltuială de energie care este pierdută pentru travaliul mecanic exterior. Din momentul în care mușchiul începe să se scurteze, viscozitatea masei musculare frînează mișcarea și o parte a energiei potențiale transformate, utilizată pentru a învinge această rezistență, este pierdută. Această energie pierdută este cu atît mai mare, cu cît viteza de contracție este și ea mai mare. Rezistența la deplasare în sînul unui lichid viscos este cu atît mai mare, cu cît deplasarea lui este mai rapidă. Aceasta s-a putut verifica experimental pe mușchiul izolat și pe mușchiul in situ. Un mușchi care se contractă rapid este susceptibil să facă un travaliu mecanic mult mai mic decît atunci cînd contracția lui este lentă. Lucru asemănător: o cursă de viteză necesită o cheltuială de energie (măsurată prin consumul de oxigen) mai mare decît aceeași deplasare făcută mai încet. Pentru fiecare efort există un ritm optim. Hill și Gasser au arătat că viscozitatea mediului muscular este crescută în timpul contracției. Acesta este unul din motivele pentru care tensiunea exercitată de către un mușchi în timpul unei contracții, chiar izometrică, nu atinge imediat valoarea sa definitivă; acțiunea de frînare datorită viscozității mediului este mărită prin creșterea acestuia din urmă în cursul contracției.

Există din această cauză, pentru fiecare individ, pentru un efort determinat, o viteză de execuție optimă, un ritm optim, dacă mișcarea este executată de mai multe ori la rînd.

Această noțiune a ritmului economic este fundamentală în organizarea fiziologică a travaliului.

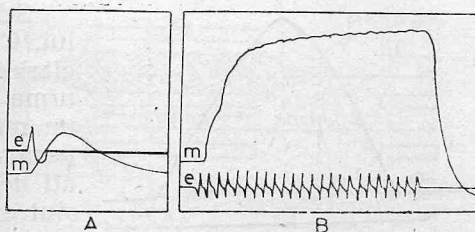


Fig. 132. Fenomenele bioelectrice (*e*) în timpul secusei (*A*) și a tetanosului (*B*).

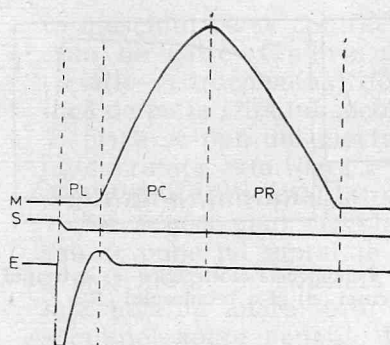


Fig. 133. Modificarea excitabilității (E) mușchiului striat în timpul contracției unice (M).

Schimbări ale excitabilității mușchiului. Ca și în cazul oricărui alt țesut, excitabilitatea mușchiului devine nulă în urma excitării lui și un anumit timp el nu mai poate fi excitat. Durata acestei perioade refractare pentru mușchii striati de pisică este de 2,2 ms, atunci când sînt excitați direct și de 3,0 ms cînd sînt excitați în mod indirect. După această perioadă refractară, excitabilitatea mușchiului se reface trecînd printr-o scurtă perioadă de hiperexcitabilitate, astfel că la sfîrșitul perioadei latente ea este revenită la normal (la valoarea dinaintea excitării; fig. 133).

Existența perioadei refractare a excitabilității mușchiului ne dă posibilitatea să înțelegem de ce numărul excitațiilor eficace care se pot aplica unui mușchi este limitat, de aproximativ 200/s pentru gastrocnemianul de broască.

Existența perioadei de hiperexcitabilitate a mușchiului, după excitarea sa, ne dă posibilitatea să înțelegem apariția fazei de exaltare în activitatea musculară, corespunzătoare unei forțe și ritm de excitare optime.

Mecanismul scurtării fibrelor musculare. Toate teoriile despre mecanismul contractil muscular admit că miofibrilele reprezintă sistemul intracelular la nivelul căruia se petrec unele schimbări caracteristice: discurile clare se scurtează iar discurile întunecate rămîn neschimbate, ceea ce duce la scurtarea miofibrilelor și a fibrei în întregime (fig. 134).

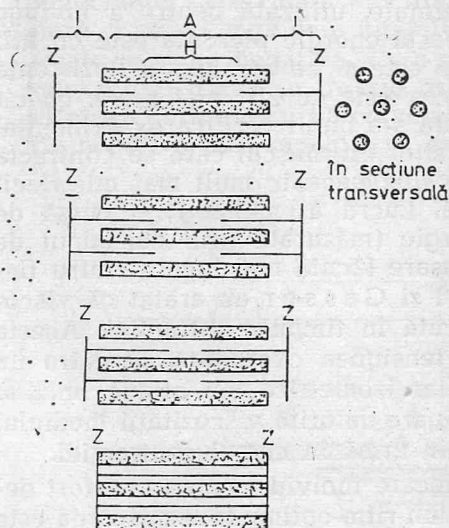


Fig. 134. Scurtarea discurilor clare prin alunecarea fibrelor subțiri de actină printre cele de miozină.

Concepția actuală, formulată de Huxley și Hanson se bazează pe așa-numita teorie a „filamentelor alunecătoare”. În cursul contracției, filamentele subțiri de actină se deplasează prin mișcări de translație paralel cu filamentele de miozină, în așa fel încît discurile clare se îngustează paralel cu îngustarea benzii H; cînd forța contracției este mare, îngustarea discurilor clare și a benzii H sînt totale (fig. 135). Această mișcare este determinată de către forțele electrostatice opuse, care se dezvoltă în punctele transversale ce leagă între ele filamentele de actină și cele de miozină, pe baza energiei rezultate din hidroliza ATP-ului.

Cuplarea excitației și a contracției. Potențialul de acțiune care ia naștere la nivelul plăcii motoare, prin mecanismul biochimic al transmisiei acetilcolinice, se propagă de la sarcolemă la sistemul endocelular de membrane, într-un timp foarte scurt, de fracțiuni de miimi de secundă, prin intermediul reticulului sarcoplasmatic: la început, prin sistemul de tuburi transversale care induce apoi depolarizarea la veziculele și tuburile longitudinale ale reticulului (fig. 136).

Important de reținut este faptul că nimic nu „curge”, nu este „transportat” de la suprafața celulară în profunzime, ci se succede o serie de fenomene biofizice, în special, reversibile; schimburile ionice care se produc la nivelul endomembranelor se fac pe distanțe mici de câțiva milimicroni, iar ariile de influențare se limitează la 1/2 microni sau chiar mai puțin. Realitatea acestui mecanism este confirmată de concordanța care există între timpul realizării lui și durata perioadei latente a secusei.

Depolarizarea membranelor veziculelor sarcoplasmatiche are drept urmare o eliberare masivă de Ca^{2+} în mediul miofibrilelor, care activează complexul miozină — Mg^{2+} (Miozin-ATP-aza); iar aceasta, la rândul ei, hidrolizează ATP-ul cu eliberarea de ADP, energie de contracție și anioni-fosfat care asigură mecanismul de scurtare. Totul durează o milisecundă, pentru că imediat are loc repolarizarea membranelor iar ionii Ca^{2+} sînt refixați în sistemul sarcoplasmatic (vezicule și tuburi longitudinale), prin pompa activă; ca urmare, concentrația ionului în mediul miofibrilar scade sub valoarea de 10^{-7} mol/l, ceea ce determină decontractarea complexelor actomiozinice; tot acum a avut loc și refacerea ATP-ului pe seama CP hidrolizat de către creatinfosfotransferază.

Tot ciclul de evenimente biofizice și biochimice ale sistemului funcțional excitație-contracție durează 2—3 ms, un timp de la 10 la 100 de ori mai scurt decît durata secusei musculare și el corespunde perioadei refractare. După cele 2—3 ms, ciclul se poate relua sub acțiunea unui nou stimul, ceea ce poate duce la o contracție susținută, de tip tetanic.

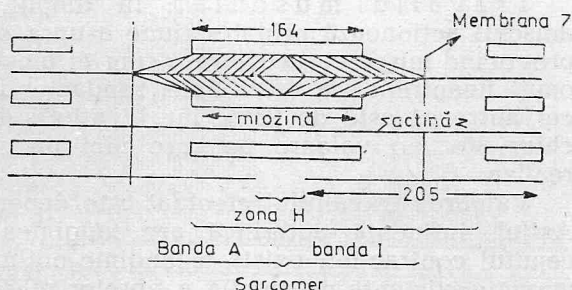


Fig. 135. Reprezentarea schematică a interacțiunilor miozină-actină în timpul contracției musculare.

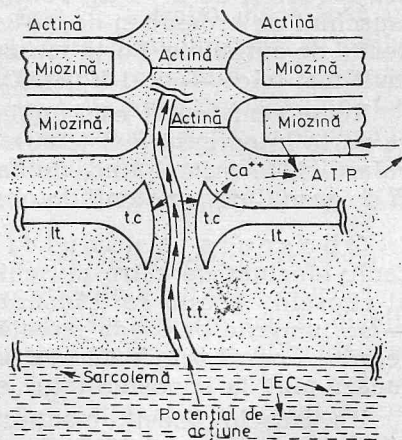


Fig. 136. Schema cuplajului excitație-contracție în fibrele musculare striate: t.t. — tuburi transversale; l.t. — longitudinale cu cisternele terminale (t.c.); L.EC — lichid extracelular.

Travaliul muscular. În timpul contracțiilor, în organism, mușchii acționează prin tracțiune asupra oaselor de care sînt inserați, provocînd mișcarea acestora; acum ei efectuează un lucru mecanic. La omul neantrenat la efort fizic, randamentul mecanic este de 20%, la cel antrenat este de 25%, iar la atleții de performanță poate atinge chiar 30%, o valoare pe care nici un sistem mecanic nu o poate realiza.

Valoarea travaliului efectuat este dependentă de o serie de factori. Astfel, influență puternică are lungimea fibrelor musculare la începutul contracției: există o lungime optimă pentru care travaliul este maxim; existența prealabilă a fibrelor mărește tensiunea pe care ele o pot dezvolta în cursul contracției (exemplu, la aruncarea unei pietre). De asemenea, un alt factor de influențare este rapiditatea cu care se face contracția; travaliul produs este cu atît mai mare cu cît contracția este mai lentă; în cursul mișcării lente, energia cheltuită pentru a învinge viscozitatea internă este mult mai mică și, în schimb, energia disponibilă pentru lucru mecanic este mai mare. Flexiunea antebrațului produce travaliul maxim cînd mișcarea se realizează în decursul a două secunde. Dacă însă durata contracției se prelungește peste o anumită limită, randamentul începe să scadă.

În general, se poate spune că pentru fiecare individ este un ritm optim de activitate în cursul căreia se efectuează un travaliu mecanic cu cel mai mic consum de energie.

Forța musculară se exprimă în două moduri: prin *forța musculară absolută* sau prin *forța musculară specifică*. Forța musculară absolută depinde de secțiunea mușchilor și se poate măsura cu ajutorul dinamometrelor; ea se exprimă prin valoarea minimă de greutate capabilă să împiedice scurtarea mușchiului supus unei excitații maxime.

Forța musculară specifică exprimă valoarea forței musculare raportată la unitatea de secțiune (cm^2); ea este de 4—5 kg, pentru mușchii artropodelor, de 2—4 kg pentru mușchii moluștelor, de 2—3 kg pentru mușchiul de broască și de 5—8 kg pentru cel de om, cum se vede valori destul de apropiate. Forța musculară specifică a musculaturii netede este mult mai mică — de 1 kg/cm^2 .

Remarcăm faptul că funcționarea maximală a aparatului muscular, ca parte integrantă a sistemului motor, nu depinde numai de forța musculară ci, în primul rînd, de capacitatea funcțională a centrilor nervoși și de gradul de rezistență la oboseală a acestora.

Oboseala musculară. Capacitatea contractilă și lucrul mecanic efectuat de către mușchi este limitat de către fenomenul natural al oboselii. Acesta se trădează printr-o serie de modificări ale secusei — se lungește perioada latentă și cea de relaxare, înălțimea se micșorează — ca și prin scăderea travaliului efectuat; fenomenul se accentuează pînă la imposibilitatea efectuării contracției.

Un mușchi obosit, menținut într-un mediu oxigenat, este capabil să-și recapete proprietățile funcționale normale; dacă în acest timp mușchiul este irigat cu ser fiziologic oxigenat, sau cu sînge oxigenat, revenirea lui este foarte rapidă. Irigarea mușchiului cu ser fiziologic ușor acidifiat grăbește apariția și instalarea fenomenului de oboseală; dim-

potrivă, dacă serul fiziologic este ușor alcalinizat simptomele oboselii apar mult mai târziu; în ambele cazuri este vorba despre un mușchi care face o serie de contracții.

Factorii capabili să determine fenomenul de oboseală — *parametrii oboselii* — sînt: a) *acumularea produșilor de catabolism* (în special acidul lactic); b) *epuizarea materialului energetic și deficitul de oxigen*. În condițiile normale din organism intervine un al treilea factor care, de fapt este parametrul determinant al oboselii: *oboseala centrilor nervoși*; aceasta se instalează cu mult înainte să se fi oboșit mușchiul (fig. 137). Orice factor capabil să intensifice unul din parametrii de mai sus grăbește instalarea fenomenului de oboseală.

Remediul împotriva oboselii este repausul. Modul cum se face odihna are însă mare influență asupra îndepărtării oboselii.

Într-o experiență ergografică un deget face 30 contracții în 60 secunde; pentru dispariția oboselii sînt necesare 2 ore. Dacă același deget face numai 15 contracții în 30 secunde, cu aceeași sarcină, dispariția oboselii este completă după o jumătate de oră; adoptînd acest ritm de lucru, travaliul produs în două ore este dublu.

I. M. Secenov lucrînd cu două ergograme, a arătat importanța *repausului activ* în procesul de îndepărtare a oboselii musculare. Înscriind ergograme succesive cu mîna dreaptă, la interval de 5 minute una de cealaltă, Secenov constată că acestea sînt din ce în ce mai scurte (a doua față de prima sau a patra față de a treia); dacă însă în timpul dintre prima și a doua ergogramă, cînd mîna dreaptă se odihnește se înscrie o ergogramă cu mîna stîngă, se constată că ergograma a doua, înscrisă cu mîna dreaptă, este mai mare decît prima. Cu alte cuvinte, repausul mîinii drepte a fost un repaus activ. Tot repaus activ poate fi și atunci cînd în timpul odihnei, după o oră de învățat, se fac exerciții de gimnastică; sau după un efort muscular citim o carte sau ascultăm un fragment muzical.

Ridicarea temporară a capacității de lucru, în condițiile repausului activ, se observă și la greutatea mari, cînd oboseala duce pînă la o totală imposibilitate de a continua travaliul; acum, un repaus scurt, însoțit de travaliul celeilalte mîini, sau de excitarea nervilor ei aferenți, refăce capacitatea de lucru a mîinii oboșite.

În felul acesta, repausul activ însoțit de un travaliu moderat al celorlalte grupe musculare, constituie un mijloc mai eficace de luptă împotriva aparatului motor decît un repaus simplu.

Implicațiile aplicative ale acestui mecanism fiziologic sînt foarte utile în practica sportivă și în organizarea muncii.

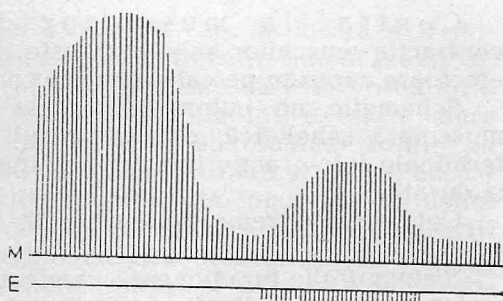


Fig. 137. Evidențierea rolului centrilor nervoși în oboseala musculară.

Contrația mușchilor în organism. În organism, contrația mușchilor scheletici este determinată de fluxurile nervoase efectoare care vin pe calea nervilor motori.

Schematic, ne putem reprezenta activitatea aceasta nervoasă și musculară scheletică, ca fiind rezultatul integrării unităților motoare terminale într-o activitate reflexă foarte precis dozată ca forță, viteză și durată.

Cele două sisteme motoare, alfa și gama, au sarcini precis determinate.

Sistemul alfa funcționează ca efector motor principal. Comanda nervoasă poate veni din centrii nervoși superiori, prin intermediul motoneuronilor alfa din coarnele anterioare ale măduvei spinării; ele mai pot veni însă și direct de la măduvă, ca urmare a excitării, prin extindere-întindere, a fibrelor fuzoriale (fig. 138); în acest caz reflexul se închide la nivelul medular.

Sistemul gama — funcționează ca un „servomecanism” după lungime; rolul lui este de a „doza” tensiunea fusului neuro-muscular și, prin aceasta, descărcările de influxuri aferente ale acestora; ca urmare întărește sau slăbește activitatea sistemului motor principal, prin alungirea mai slabă sau mai puternică a fibrelor fuzoriale. Comanda de contracție de la centrii superiori, prin motoneuronii și fibrele gama, sosită la extremitățile fibrelor musculare fuzoriale, determină extinderea fusului sensibil și, ca urmare, descărcarea unor influxuri senzitive care ajung la măduvă prin mijlocirea neuronului senzitiv; aici ele sînt transferate motoneuronilor alfa și, mai departe, fibrelor musculare principale care se contractă și dezvoltă o anumită tensiune (fig. 139); întregul ansamblu mai este numit și „bucă gamma”.

În anumite situații ambele sisteme alfa și gama se contractă concomitent sub comanda centrilor nervoși superiori; în această situație, gradul de extindere a elementelor sensibile va indica în orice moment gradul de scurtare relativă a fibrelor fuzoriale și a fibrelor musculare principale. Dacă acum scurtarea acestora din urmă este fie prea mare fie prea mică, ea poate fi „ajustată” prin intervenția buclei gama.

a) Formele contracției. Activitatea musculară fiziologică se manifestă sub două forme esențiale: *contrația musculară urmată de scurtare*

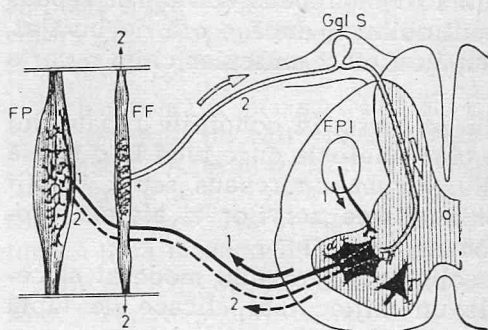


Fig. 138. Sistemul motor alfa, efector motor principal.

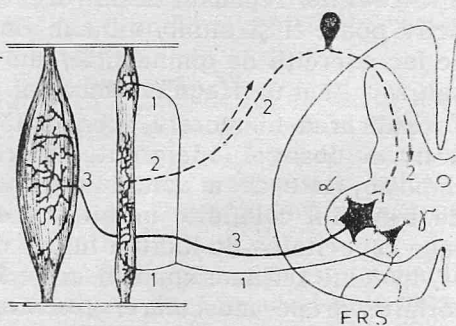


Fig. 139. Sistemul motor gama de dozare a tensiunii fusurilor neuromusculare și prin aceasta de reglare a sistemului alfa.

tare și, ca urmare, deplasarea piesei osoase pe care se inseră extremitatea mobilă a mușchiului — este ceea ce se petrece în timpul mersului, a deplasării antebrațului față de braț etc. Se spune că este vorba de o *activitate musculară clonică* care este asimilabilă într-o foarte mare măsură contracției experimentale izotonice — auxotonice; *contractia musculară fără scurtare* aparentă sau cu o foarte ușoară scurtare; aceasta fixează piesa osoasă într-o poziție determinată, opunându-se astfel unei alte acțiuni, cum ar fi gravitația, de exemplu. Astfel de contracții asigură menținerea diferitelor atitudini ca și echilibrul corpului. Unei astfel de *activități musculare* i se spune *statică* și este asimilată contracției experimentale izometrice.

În cadrul activităților musculare normale, cele două forme de contracție se asociază și se combină în grade de participare diferită, în funcție de caracterul mișcărilor.

Forma contracțiilor mai poate varia și după forța acestora, după travaliul efectuat:

— când mușchiul se contractă puternic, când execută un travaliu intens, fibrele musculare sînt toate într-o stare de *tetanos perfect adevărat*; acum ritmul de excitare, ritmul impulsurilor nervoase motoare ce vin la toate unitățile motoare terminale deodată, este mai mare decît 50—60/s.

— în cursul unei contracții moderate când mușchiul efectuează un travaliu mic sau mijlociu, lucrurile se petrec diferit: ritmul influxurilor nervoase motoare care ajung la fiecare unitate motoare terminală este mult mai lent, 6—10/s. Aceste ritmuri lente, dacă ar sosi deodată la toate unitățile motoare terminale ale mușchiului în activitate, ar determina o serie succesivă de secuse izolate și nu ar fi capabile să determine o contracție de tip tetanic. Cu toate acestea, contracția de ansamblu a mușchiului asigură și în acest caz o tensiune continuă, asemănătoare cu aceea din cursul contracției tetanice adevărate. Acest lucru se obține printr-un decalaj în timp al activității unităților motoare terminale: în loc de a se contracta simultan de 6—10 ori într-o secundă, ele intră în contracție succesiv, de așa manieră, că mușchiul se află tot timpul într-o anumită tensiune, cît durează mișcarea.

b) Tonusul muscular. Mușchii în organism, chiar și în repausul aparent cel mai complet, sînt într-o stare ușoară de tensiune, care este întreținută în mod reflex.

Contractia tonică de repaus provine, în principal, dintr-un mecanism reflex simplu, constituit esențialmente de către reflexul miotatic al lui Sherrington, întreținut de către descărcările aferente ale receptorilor fuzoriali, tendinoși și articulari sub acțiunea propriei tracțiuni a mușchiului între inserțiile sale osoase.

Existența tonusului muscular de fond poate fi pusă în evidență în multiple feluri: înregistrarea unor potențiale de acțiune ritmice și de mică frecvență la mușchiul în repaus; alungirea și atonia mușchiului după secționarea fibrelor nervoase senzitive sau motoare; retragerea celor două capete obținute prin secționarea transversală totală a unui mușchi în repaus.

Pe fondul bazal, permanent și variabil ca intensitate, al tonusului, se suprapune activitatea musculară clonică sau cea statică din cursul diferitelor mișcări.

c) Modelele mecanice realizate de sistemul osteo-muscular. Mușchii în contracție acționează fie prin presiune, fie prin tracțiune.

— Prin presiune acționează mușchii din pereții organelor cavitare (tubul digestiv, vezicula biliară, vezica urinară), din peretele vaselor sanguine, al canalelor secretoare, mușchiul cardiac, mușchii orbiculari etc., cu un cuvânt toți mușchii care nu se inseră pe pîrghii osoase.

— Prin tracțiune acționează mușchii scheletici asupra pieselor osoase cărora le imprimă o mișcare simplă sau o succesiune de mișcări ca în fenomenele de locomoție, sau le poate menține într-o anumită poziție în fenomenele de „stațiune”.

În executarea diferitelor mișcări, mușchii care se contractă și pie-sele osoase asupra cărora acționează, formează adevărate *sisteme de pîrghii*. Cel mai adesea aceste sisteme funcționează după tipul pîrghii-lor de gradul III; cu ele se realizează *mișcări ample și de viteză*. Așa este mișcarea antebrațului față de braț. La acestea, punctul de sprijin (S) este în articulația cotului, puterea (P) este reprezentată de mușchiul biceps brahial, iar rezistența (R) este reprezentată de greutatea antebrațului și a pumnului (fig. 140). Din cauză că punctul de aplicare al forței P este apropiat de punctul de sprijin S iar R este îndepărtat, cheltuiala de energie, față de lucrul mecanic realizat, este mare — randamentul este deci coborît. Așa este cazul mișcării brațului din articulația cotului, a gambei, din articulația genunchiului și a coapsei din articulația coxo-femurală.

Mișcările de forță în organism sînt realizate prin sistemul *pîrghii-lor de gradul II*; așa este sistemul care asigură ridicarea pe vîrfurile picioarelor: aici punctul de sprijin (S) este vîrfurile plantelor; puterea (P) este dată de mușchii gambei (mușchii gemeni), aplicată la nivelul inserției tendonului lui Achile pe calcaneu; rezistența (R) este greutatea corpului, aplicată la nivelul articulației tibio-tarsiene (fig. 141). Din cauză că brațul puterii este aproape egal cu acela al rezistenței, amplitudinea mișcării este mică, dar randamentul este însemnat față de cheltuiala energetică.

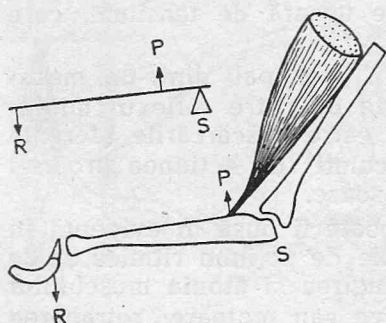


Fig. 140. Pîrghie de viteză și mișcări ample (de ordinul III).

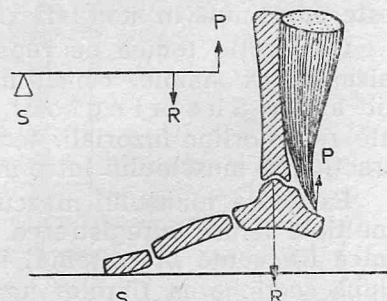


Fig. 141. Pîrghie de forță (de ordinul II).

În organism se realizează și *pîrghii de gradul I*, așa-numitele *pîrghii de stațiune și de echilibru*, cum este cazul la menținerea capului pe coloana vertebrală. Aici punctul de sprijin (*S*) este reprezentat de articularea occipitalului pe atlas și axis; rezistența (*R*) este greutatea capului, aplicată în centrul de greutate al acestuia, situat în fața verticalei ridicate din punctul de sprijin; puterea (*P*) este reprezentată de mușchii cefei aplicată la locul inserției acestora pe osul occipital (fig. 142).

În cursul efectuării diferitelor mișcări prin schimbarea poziției pieselor osoase față de articulația mobilă a lor, natura diferitelor tipuri de *pîrghii* se schimbă. Astfel, antebrațul poate funcționa pe rînd ca *pîrghie de gradul I* sau *II* sau *III*, după cum mîna ține o greutate (ordinul *III*), o ridică deasupra (ordinul *I*), sau corpul se sprijină pe mîna (ordinul *II*).

d) Participarea articulațiilor. Amplitudinea și direcția diferitelor mișcări mai depinde și de natura articulațiilor în cauză.

— Articulații cu 3 grade de mișcare: articulația scapulo-humerală, cea coxo-femurală, a maxilarului inferior. Acest fel de articulații permite mișcarea în cel puțin trei planuri: astfel, mîna poate fi mișcată din articulația umărului, pe lîngă corp, poate fi ridicată lateral și poate fi rotită; la fel piciorul din articulația șoldului poate fi mișcat înainte sau înapoi, poate fi îndepărtat lateral și poate fi răsucit; maxilarul inferior poate fi mișcat înainte și înapoi, lateral și circular.

— Articulații cu două grade de mișcare: articulația humero-cubitală, articulația genunchiului. Acest gen de articulație permite un număr mai restrîns; astfel antebrațul se poate mișca în sus și în jos sau se poate răsuci, dar altă mișcare nu mai poate face; gamba piciorului se poate mișca fie numai în sus și în jos, fie se poate răsuci.

— Articulații cu un grad de mișcare: articulațiile falangelor degetelor care nu se pot mișca decît într-un singur plan.

e) Raporturi musculare în cadrul mișcărilor. În general, la orice mișcare ia parte un număr mai mare de mușchi, sau cel puțin doi; unii care lucrează în același sens asupra aceleiași *pîrghii* osoase — *mușchi sinergici* — și alții care se opun celor dintîi, sau care prin contracția lor determină mișcarea *pîrghiei* în sensul opus mișcării determinate de primii, sînt *mușchii antagoniști*. Astfel de mușchi antagoniști sînt: flexorii și extensorii aceluiași segment; adductorii și abductorii, supinatorii și pronatorii.

În cursul mișcărilor precise și lente sau a mișcărilor susținute, intră în contracție ambii mușchi antagoniști; din această cauză aceste mișcări pot fi oprite la un moment dat, la o anumită amplitudine a lor (ducerea lingurii la gură, introducerea aței în urechile acului, executarea diferitelor operații în cadrul lucrului manual); contracția antagoniștilor este cu atît mai intensă cu cît mișcarea executată trebuie să fie mai precisă și mai delicată.

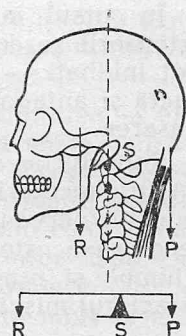


Fig. 142. Pîrghie de echilibru (de ordinul I).

În cursul mișcărilor rapide și forțate, numai flexorii sau numai extensorii se contractă, pe cînd antagoniștii lor, extensori sau flexori, sînt inhibați — se relaxează; înainte de sfîrșitul mișcării însă se contractă și antagoniștii astfel că acționează ca o frînă care limitează deplasarea.

Raporturile dintre contracțiile musculare simultane și succesive, în cursul executării unei anumite mișcări sînt perfect coordonate de către sistemul nervos, ceea ce asigură forța, viteza, direcția și amplitudinea necesară acesteia. De asemenea, tot datorită coordonării nervoase se schimbă și raporturile funcționale dintre mușchi, în concordanță cu caracterul mișcării la care participă aceștia.

2.5.2. MUȘCHII NETEZI

Musculatura netedă intră, mai ales, în structura pereților tractului gastrointestinal, vezica urinară, vezicula biliară, peretele uterin, rețelele vaselor de sînge etc.; se mai întîlnesc în structura tegumentului, sub forma mușchilor ridicători ai părului și în membrana nictitantă.

După modul lor de funcționare, mușchii netezi se pot grupa în: a) mușchi asemănători mușchiului cardiac, fiindcă se comportă ca un sincițiu și prezintă o activitate automată, ritmică, ce se evidențiază mai ales atunci cînd funcționează „in vitro”; grupul acesta, numit și visceral, cuprinde peretele muscular al viscerelor; b) mușchi asemănători celor scheletici; ei formează adevărate unități motoare care nu prezintă o activitate automată, ritmică, ci se contractă numai sub acțiunea influxurilor nervoase sau sub acțiunea hormonilor. La acest grup aparțin mușchii din pereții vaselor sanguine, mușchii ridicători ai părului și membrana nictitantă.

Inervația mușchilor netezi este vegetativă simpatică și parasimpatică. Anumiți mușchi netezi nu primesc însă decît fibre de un singur fel; așa membrana nictitantă și mușchii ridicători ai părului au numai o inervație simpatică iar mușchiul ciliar numai una parasimpatică. În mușchiul ciliar fiecare fibră musculară primește o terminație nervoasă, dar la majoritatea mușchilor netezi numai cîteva fibre musculare primesc terminații nervoase; celelalte fibre musculare primesc influxurile nervoase în mod indirect, prin intermediul mediatorilor chimici corespunzători: noradrenalina sau acetilcolina; deci nu putem vorbi despre existența unor unități motoare bine definite, cum era cazul la mușchii scheletici.

Compoziția chimică a mușchilor netezi este comparabilă cu aceea a mușchilor striati cu o serie de particularități însă. Astfel, proteina principală este tot miozina dar conținutul lor în nucleoproteine este de 10 ori mai mare; glicogenul este în cantitate mai mică decît în mușchii striati, atîngînd în repaus 150 mg %; raportul dintre Na/K este de 1/1,5 în loc de 1/5, cum este în mușchii striati; și consumul de oxigen este mai coborît iar în lipsa lui tonusul mușchilor netezi dispare; într-

un mușchi neted, menținut într-o stare de contracție tonică prelungită, cantitatea de acid lactic format este mai mare decât aceea din mușchiul relaxat.

Proprietăți funcționale ale mușchilor netezi. *Extensibilitatea — elasticitatea.* Mușchii netezi sînt foarte extensibili și din această cauză ei se pot alungi foarte mult, în care timp se subțiază; la început, tensiunea lor crește brusc, apoi scade în mod lent fără ca mușchiul acum să se scurteze. Dacă întinderea este lentă, creșterea tensiunii este aproape neînsemnată; întinderea peste un anumit grad determină însă contracția mușchilor netezi. Așa este cazul organelor cavitare (stomac, vezică urinară etc.), a căror capacitate interioară crește mult prin întinderea pereților de către alimentele sau urina ce se acumulează în interiorul lor; numai cînd se întrece un anumit grad de întindere, căruia îi corespunde o anumită capacitate a organului cavitat, se declanșează contracția puternică.

Excitabilitatea. Excitabilitatea unui mușchi neted este mult mai scăzută decât a mușchiului striat; cronaxia mușchiului neted din peretele stomacului de broască este doar de 1,5 ms. De asemenea trebuie acționat, că un număr mare de factori o pot modifica.

Contractilitatea. Mișcările mușchilor netezi, contracția lor, se face cu viteză mică: perioada latentă durează de la cîteva zecimi de secundă pînă la o secundă; perioada de contracție și de relaxare se petrece în decursul a cîteva zeci de secunde. Mușchii netezi de tip visceral prezintă contracții ritmice dar și în afara organismului, datorită mai ales prezenței în structura lor a plexurilor nervoase Meissner și Auerbach.

Tonusul este o proprietate foarte importantă a mușchilor netezi. Tonusul acesta se caracterizează printr-o anumită tensiune, o rezistență la întindere și printr-un metabolism foarte coborît. Multă vreme s-a considerat chiar că mușchii în această stare nu consumă nici oxigen, nici glucide; mușchii netezi s-ar găsi acum într-o stare fizico-chimică specială, ce se menține fără consum de energie. Studiile cu metode mai precise și mai sensibile au arătat că, în realitate, mușchii consumă cantități mici de glicogen și de oxigen, ceea ce atestă o cheltuială energetică, scăzută însă.

Factori ce pot condiționa activitatea mușchilor netezi. Excitabilitatea și contractibilitatea mușchilor netezi suferă modificări însemnate sub acțiunea a diverși factori. O creștere a *temperaturii* micșorează excitabilitatea și tonusul; între 45 și 50°C se obține o relaxare completă, spre deosebire de mușchii striati la care temperatura de 45 °C determină așa-numita contractură termică. Dimpotrivă, frigul produce o creștere a tonusului și menținerea vitalității timp de mai multe zile.

Aciditatea mediului provoacă relaxarea mușchilor netezi (la mușchii striati, din contră acidifierea produce contractură); *alcalinitatea* produce o creștere a tonusului și o activare a mișcărilor ritmice.

Echilibrul ionic joacă, de asemenea, un rol important: diminuarea globală a concentrației saline mărește excitabilitatea și amplitudinea

contractiilor; creșterea concentrației provoacă efecte inverse. Ionul K^+ mărește tonusul și provoacă o contracție dacă se află în concentrație suficientă; ionul Ca^{2+} produce efecte opuse celor ale K^+ ; răspunsul mușchilor netezi este condiționat de raportul K^+/Ca^{2+} .

Activitatea anterioară a mușchiului poate schimba complet comportamentul acestuia: un mușchi contractat sau care are un tonus ridicat, răspunde printr-o relaxare la o excitație care provoacă contracție când mușchiul este relaxat. Același nerv produce efecte variabile după starea mușchiului; astfel la intestin, excitarea vagului în mod obișnuit exagerează tonusul și mișcările ritmice, dar ea poate determina un efect inhibitor când intestinul este foarte activ; simpaticul inhibă, în general, intestinul, dar îl poate și excita când este relaxat.

Hormonii condiționează, de asemenea, comportamentul anumitor mușchi netezi: astfel, uterul are în timpul perioadei de oestrus o activitate ritmică și o excitabilitate mai intensă decât aceea din repausul sexual; hormonii ovarieni sînt responsabili de aceste modificări.

3.

MECANISME FUNCȚIONALE DE INTEGRARE ÎN MEDIU

3.1. LOCOMOȚIA

Organismele unicelulare, protozoare, sau celulele izolate (leucocitele sîngelui, spermatozoizii) se deplasează fie cu ajutorul mișcărilor amiboidale (amiba, leucocitele), fie cu ajutorul cililor (infuzorii) sau al flagelilor (flagelatele, spermatozoizii).

Organismele pluricelulare se mișcă cu ajutorul mușchilor care acționează, fie prin tracțiune asupra pîrghiilor scheletice (cum este cazul la toate vertebratele și la majoritatea nevertebratelor), fie prin presiune și tracțiune fără intervenția unor pîrghii scheletice (cum este cazul la celenterate, la viermi).

Prin expresia: „mișcarea organismelor animale” se înțelege fie deplasarea organismului în întregime, fie schimbarea poziției lui în spațiu, fie schimbarea poziției unora din organele sale față de celelalte. Această mișcare se realizează datorită *prezenței țesutului muscular* în structura organismului, țesut care are ca proprietate fundamentală *contractilitatea*. Datorită acestei proprietăți, țesutul muscular transformă, în procesele de metabolism ce au loc în interiorul lui, energia potențială cuprinsă în molecula substanțelor alimentare în energie actuală mecanică.

3.1.1. MIȘCAREA AMIBOIDALĂ

Mișcarea nu o întîlnim numai la animalele care au un țesut muscular mai mult sau mai puțin dezvoltat ci și la acelea la care lipsește un astfel de țesut. La acestea din urmă mișcarea se realizează prin mecanisme primitive: existența unor elemente contractile în protoplasmă (ca la *Vorticella*) a unor formațiuni contractile (cilii și flagelii), sau mișcarea protoplasmei. Toate au la bază proprietatea de a manifesta un anumit grad de „contractilitate” — mai mic sau mai mare — după cum ne adresăm la protoplasma celulelor sau la elementele specifice contractile.

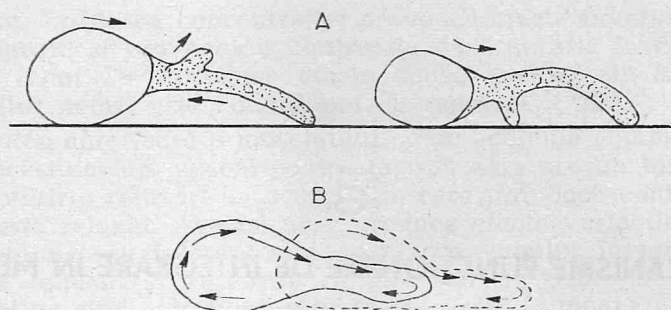


Fig. 143. Mișcare amiboidală prin tracțiune (A) și prin rostogolire (B).

Forma cea mai primitivă de mișcare (ce se poate întâlni în seria animală) este *mișcarea amiboidală*, adică o mișcare asemănătoare cu aceea de la amibă și este caracteristică unora dintre protozoare, amibocitelor din hemolimfa nevertebratelor și globulelor albe ale vertebratelor.

Substanțele solvate, alimente sau alți factori, excită corpul unei amibe și determină formarea unui pseudopod. Pseudopodul format — care este orientat întotdeauna în sensul gradientului de concentrație — aderă la capătul lui la suport și contractându-se trage corpul amibe înaintea, înspre sursa de excitant; apoi se formează un nou pseudopod și tot așa pînă ce animalul ajunge și înglobează particula alimentară.

Amiboismul acesta, numit și *prin tracțiune* (fig. 143) caracterizează numai unele amibe: *Chaos diffluens* și *Amoeba difflugia*. La alte amibe, pseudopodul format înaintea continuu, iar protoplasma se rostogolește în interiorul lui ca șenilele unui vehicul, este *amiboismul prin rostogolire* (fig. 142), ce se observă la *Amoeba sphaeronucleus*.

Mecanismul de formare al pseudopodului. Formarea pseudopodului, departe de a fi rezultatul jocului factorilor fizico-chimici este un act biologic complex care are la bază un metabolism specific; pentru ca el să se poată efectua este necesar ca factorul din mediu să fie suficient de puternic ca să excite animalul, iar mediul apos în care acesta

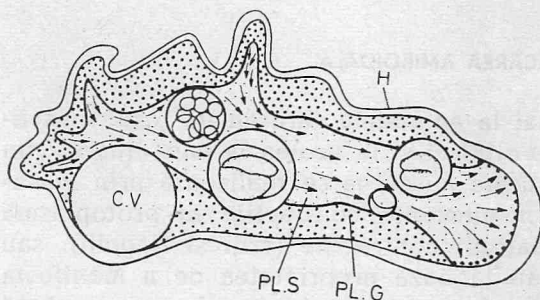


Fig. 144. Schema structurii unei amibe:

H — hialoplasma; PL.G. — plasma-gel; PL.S. — plasma-sol;
C.V. — vacuolă contractilă.

trăiește să fie bine oxigenat și să aibă și o anumită compoziție salină — un anumit echilibru de ioni. Pornind de la structura schematizată a unei amibe (fig. 144), iată cum are loc formarea pseudopodului: substanța alimentară (sau alt factor chimic), solvatată în mediul apos, difuzează și ajunge la un moment dat în contact cu corpul unei amibe, într-o zonă a acestuia pe care o

excită; în zona excitată, ca urmare a metabolismului specific provocat, în cursul proceselor de glicoliză se formează acid lactic, care schimbă pH-ul protoplasmatic, acidifiindu-l ușor; ca urmare gradul de inhibiție cu apă a protoplasmei-gel crește și aceasta se transformă în protoplasma-sol, mai fluidă. Prin aceasta apare aici și o zonă de minimă rezistență în care proeminează protoplasma-sol comprimată puternic de protoplasma-gel din celelalte regiuni ale corpului.

Mugurele protoplasmatic crește și devine pseudopod. Cu aceasta însă amiboismul nu este asigurat; mai este necesar ca în mediu să se găsească un suport de care să adere pseudopodul și să asigure tragera corpului celular înainte, sau să asigure rostogolirea protoplasmei. În lipsa suportului, la amibe care plutesc în apă se poate forma un pseudopod, dar de la o vreme acesta se retractă fără să fi realizat deplasarea corpului.

În lipsa oxigenului din apă și a sărurilor minerale — în special Ca, Mg — nu se poate efectua metabolismul specific și, ca urmare, nu se pot forma pseudopode; în lipsa acestora nici mișcarea amiboidală nu este posibilă.

Factorii de mediu capabili să intensifice sau să inhibe procesele de metabolism — cum este temperatura, pH-ul etc. influențează puternic și mișcarea amiboidală.

3.1.2. MIȘCAREA CILIARĂ ȘI FLAGELARĂ

Mișcarea primitivă protoplasmatică, amiboidală, se dezvoltă odată cu diferențierea în protoplasmă a unor elemente contractile — *miofanele* — (cazul tipic de la *Vorticella*) și odată cu diferențierea cililor și flagelilor.

Mișcarea ciliară și flagelară dă posibilitatea unor organisme animale să se deplaseze cu ușurință în mediul lor extern. Ea caracterizează și un grad de reactivitate mai ridicat, mai evoluat.

Mișcarea ciliară și flagelară a fost analizată anterior.

3.1.3. STAȚIUNEA ȘI LOCOMOȚIA CU AJUTORUL MUȘCHILOR SCHELETICI

Apariția fibrelor musculare, prin evoluția și specializarea celulelor mioepiteliale, marchează un important salt calitativ în evoluția mișcării animalelor.

Odată cu fixarea acestora de piesele scheletice se ajunge la mișcarea musculară cu ajutorul pîrghiilor, mișcare complexă, care reprezintă forma cea mai evoluată și în același timp cea mai perfecționată de mișcare.

Organele motoare, organe efectoare ale sistemului natural — constituie „organe de ieșire” ale „mașinii” vii, dispozitive de o remarcabilă perfecțiune și eficiență. Grație stațiunilor periferice de informare — fusurile neuromusculare, neurotendinoase Golgi ca și receptorii articulari — sistemul nervos central este informat în permanență despre deplasarea membrelor și ale altor părți ale corpului și poate

astfel să asigure jocul coordonat al grupelor musculare participante la producerea mișcărilor ajustate riguros după caracterul solicitărilor. Comanda la mușchi apare astfel ca o comandă adaptativă.

Formele superioare de mișcare nu înlătură complet formele primitive ale mișcării. Astfel, la om întâlnim mișcările amiboidale ale globulelor albe, mișcările cîmpurilor de cili traheali, mișcările flagelare ale spermatozoizilor, ale mușchilor cavitari și mișcarea complexă cu ajutorul pîrghiilor.

După felul cum diferitele grupe de mușchi acționează asupra pîrghiilor osoase, ele pot determina fie menținerea acestora într-o anumită poziție față de celelalte — *fenomenul de stațiune* — fie mișcarea pîrghiilor și prin aceasta *deplasarea segmentelor corpului*. Sau în alți termeni, putem vorbi despre o *activitate musculară statică* și despre o *activitate musculară dinamică*.

Dacă prin activitatea musculară se realizează menținerea corpului într-o anumită poziție, vorbim despre fenomene de stațiune la animale, sau mai pe scurt despre *stațiunea animalelor*.

Cînd, prin activitatea grupelor musculare se realizează deplasarea organismului în întregime, în mediul său extern, vorbim despre fenomene de locomoție la animale, sau mai pe scurt — despre *locomoția animalelor*.

3.1.3.1. Stațiunea omului și animalelor

Ceea ce caracterizează, în general, activitatea statică musculară este faptul că acum contracția musculară (activă) se opune unei forțe externe — reprezentată prin gravitație sau prin una din componentele sale — și o echilibrează.

Fie că este vorba despre menținerea poziției unui segment al corpului sau a atitudinii generale a corpului în ansamblul său, totdeauna contracțiile musculare statice trebuie să echilibreze greutatea proprie a segmentului respectiv, sau o forță externă care caută să-l deplaseze din poziția sa, sau să fixeze centrul de greutate al corpului într-o poziție convenabilă, în raport cu baza sa de susținere.

În stațiunea „în picioare” la om, diferitele piese osoase care constituie corpul uman, cu excepția brațelor, se găsesc aproape unele în prelungirea celorlalte, de așa manieră că impun mușchilor minimum de cheltuială energetică și minimum de oboseală. La această atitudine axul longitudinal al unui segment formează cu acela al segmentului alăturat un unghi foarte deschis; primul segment — acela al capului — este vertical; axa gîtului este înclinată de sus în jos și dinainte înapoi; axa trunchiului dinapoi înainte; axul coapselor dinainte înapoi și, din nou, axul gambelor este vertical (fig. 145).

Menținerea acestei poziții, a acestei atitudini, necesită intervenția unor grupe musculare extrem de numeroase și perfect coordonate, care trebuie să asigure în primul rînd rigiditatea coloanei vertebrale, rigiditatea membrelor inferioare și fixarea centrului de greutate într-o astfel de poziție, ca proiecția lui să cadă în mijlocul poligonului de susținere. Dar, pe lângă mușchii care se opun tendinței de cădere a

corpului înainte — datorită faptului că centrul său de greutate este situat înaintea coloanei vertebrale lombare și pe lângă mușchii care se opun flexiunii membrelor inferioare sub greutatea corpului, la menținerea atitudinii „stînd în picioare” participă în mod solidar și contracțiile echilibrate ale mușchilor antagoniști ai acestora, astfel că pentru menținerea acestei poziții intră în acțiune aproape totalitatea mușchilor scheletici.

Starea aceasta de contracție a mușchilor scheletici este menținută de către impulsurile nervoase care vin neîncetat de la centrul nervos, în mod reflex sau în mod voluntar. Influxurile acestea își au originea: în *excitarea fusurilor neuromusculare* chiar în *mușchii în cauză*; în *receptorii de la nivelul articulațiilor*; în *receptorii tegumentari de tact* și de *presiune*; în *receptorul vestibular* și în *receptorul vizual*, sau în însăși scoarța emisferelor cerebrale pentru impulsurile voluntare. Există numeroase fapte experimentale și din viața noastră de toate zilele care dovedesc aceasta. Să nu amintim decît:

a) *moșăitul în tren*, cu *căderea capului în piept* (inhibiția centrilor motori duce la relaxarea mușchilor).

b) *dacă se suprimă* — fie prin *anestezierea plantei piciorului*, fie în urma unei *leziuni* — *sensibilitatea musculo-cutanată*, stațiunea devine imposibilă după închiderea ochilor.

Stațiunea în picioare, la om (ca și la animale) este posibilă atîta vreme cît *centrul de greutate* cade în interiorul *poligonului de susținere*.

Centrul de greutate la om, se află în regiunea abdominală înaintea vertebrelor lombare.

Poligonul de susținere, pentru omul în picioare, rezultă din unirea punctelor în care planta picioarelor atinge pămîntul (călcîiele fiind apropiate și vîrfurile făcînd unghiuri de aproximativ 45° cu verticala). Fiecare din cele două picioare se sprijină pe sol în trei puncte principale: unul posterior și două anterioare; punctul de sprijin posterior este constituit de către regiunea călcîiului; punctele de sprijin anterioare sînt constituite, în partea internă de către extremitatea anterioară a *primului metatarsian* și în partea externă de către extremitatea celui de al *cincilea* (fig. 146).

Pentru omul *șezînd*, poligonul de susținere, dat de punctele externe ale suprafeței de contact cu suportul, este mai mare și de aici și stabilitatea mai mare.

Pentru omul *culcat*, poligonul de susținere, dat de punctele externe ale suprafeței de contact cu suportul, este și mai mare și de aici stabilitatea maximă a poziției culcat.

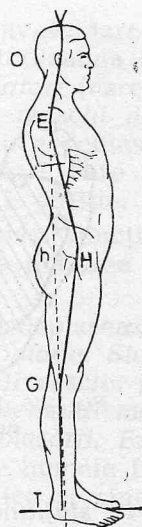


Fig. 145. Raportul dintre segmentele corpului omenesc în timpul stațiunii „în picioare”: O, E, H, G — unghiurile obtuze pe care le fac segmentele corporale între ele; T — suportul.

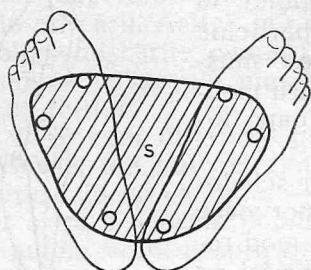


Fig. 146. Poligonul de susținere, la om.

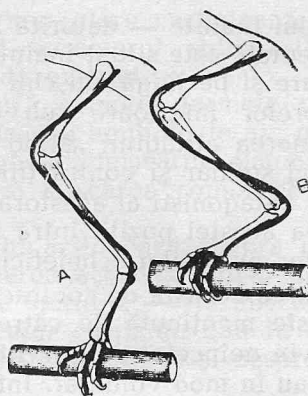


Fig. 147. Stațiunea păsărilor pe crengi:

A — în picioare; B — culcate.

În stațiunea bipedă a maimuțelor și păsărilor, în principiu, lucrurile se petrec la fel: centrul de greutate trebuie să se proiecteze în interiorul poligonului de susținere format din ambele picioare, când stau pe două picioare sau, când stau numai pe un picior, în interiorul poligonului rezultat din unirea tangențelor la laba piciorului.

Trebuie să amintim însă de stațiunea păsărilor pe crengi mai ales în timpul somnului acestora, ca de un mecanism de adaptare. Stabilitatea în acest caz este dată de tendonul elastic care se prinde cu un capăt de ileon, coboară în lungul femurului, trece prin fața anterioară a articulației tibio-femurală, apoi în fața posterioară a articulației tarso-metatarsiene, pe fața inferioară a degetelor și se prinde de gheare (fig. 147).

Când pasărea stă culcată pe o creangă, picioarele se îndoaie; „încheieturile” îndoindu-se întind tendonul și prin aceasta determină închiderea puternică și permanentă a ghearelor în jurul suportului, asigurând astfel stabilitatea în timpul somnului, printr-un consum mic de energie, când mușchii sînt relaxați (fig. 147).

Pentru animalele acvatice stațiunea se realizează fie prin fixarea cu ventuzele de suport (vorticele, lipitori, actinii, hidre etc), fie prin intermediul piciorului în nisip, sub mîl (unele lamelibranhiate), fie zăcînd pe fundul nisipos ori pietros (unii pești lați), prin prinderea cu regiunea codală de suport (*Hippocampus*), fie sprijinindu-se pe apendicii locomotori etc. Peștii pot rămîne nemișcați în masa apei, printr-o ușoară activitate a înotătoarelor pectorale și a celei codale, avînd posibilitatea să-și modifice densitatea corpului prin umplerea sau golirea cu gaz a vezicii înotătoare, după adîncimea la care se găsesc.

3.1.3.2. Locomoția omului și animalelor

Viața nu implică însă numai menținerea unei anumite atitudini în spațiu, ci este legată în special de deplasarea în spațiu, de mișcare și aici intervine în special activitatea musculară dinamică.

Indiferent dacă este vorba despre mișcări reflexe, involuntare sau de mișcări voluntare elementare ori complexe la om, totdeauna intră în activitate un număr mai mare de mușchi: *mușchi motori* (care declanșează mișcarea), *mușchi antagoniști* acestora, apoi *mușchi directori* (pentru unele mișcări), al căror rol este de a conduce deplasarea segmentului mobil într-o anumită direcție, *mușchi fixatori*, care imobilizează articulația sau segmentul mobil într-o anumită poziție.

Integrarea activității acestor efectori într-un mecanism funcțional unitar și realizarea acordului între activitatea lui și solicitarea mediului este asigurată de către sistemul nervos.

Totalitatea actelor fiziologice prin care ființa vie se deplasează în mediul ei de viață, constituie — după Marey — *locomoția*. Studiul *locomoției* constă în a determina: *mișcările în spațiu ale diverselor părți ale corpului* (amplitudine, succesiunea lor); *acțiunea sistemului motor*, precum și *travaliul executat în diferitele faze ale deplasării*. Există numeroase metode de studiu, multe dintre ele legate de numele fiziologului Marey: metode grafice, metode cronofotografice și cinematografice.

Locomoția animalelor se poate face:

a) fie la *limita de separație dintre două medii*, cum este:

— *limita dintre apă și uscat* (animalele ce merg pe fundul apelor)

— *limita dintre aer și uscat* (cele care merg la suprafața pământului)

— *limita dintre aer și apă* (cele care merg la suprafața apei pe aceasta, sau sub aceasta).

b) fie *în cuprinsul aceluiași mediu*: în apă, în aer.

Mișcarea la limita de separație dintre două medii. Pentru ca animalele să se poată deplasa la limita de separare dintre două medii, trebuie să posede mijloace de fixare la unul din acestea. Fixarea se face prin cârlige și gheare, prin vid sau cu ajutorul mucusului.

O actinie în apă se fixează cu piciorul ei de suport cu ajutorul vidului, dar ea poate aluneca pe suprafața suportului prin alunecarea piciorului.

Exemplu de mișcare la limita de separație a două medii îl oferă acele animale care se pot deplasa pe — sau sub — suprafața apei deci la limita dintre apă și aer.

O planarie, un melc de apă sau un microcrustaceu (fig. 148), alunecă suspendat pe fața inferioară a suprafeței apei; greutatea ei (deci forța cu care ea trage de suprafața apei) este mai mică decât valoarea tensiunii superficiale a acesteia. O picătură de eter (sau alcool octilic) pusă pe suprafața apei în această regiune, face ca animalul să se desprindă și să cadă.

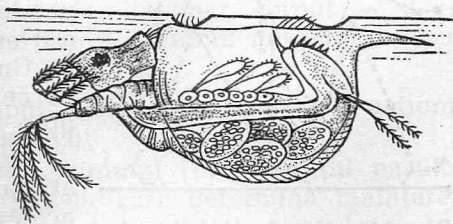


Fig. 148. Deplasarea sub suprafața apei a unui microcrustaceu.

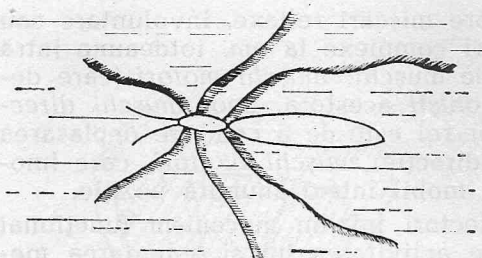


Fig. 149. O insectă se deplasează pe suprafața apei.

La fel sînt unele insecte — *Gyrinus* și altele (așa-ziși fugăi) care pot merge — unii ca și cum ar patina — pe suprafața apei (fig. 149); la aceștia extremitățile apendicilor locomotori fie că sînt lățite, fie că au mulți perișori care mențin între ei o bulă de aer, se sprijină pe o suprafață mare; valoarea tensiunii superficiale a acestei suprafețe este mai mare decât apăsarea corpului animalului.

Mișcarea în medii de viață continue poate fi: *mersul* sau *tîrîtul* pe pămînt (locomoția terestră), *înotul* (locomoția acvatică) și *zborul* (locomoția aeriană).

3.1.4. LOCOMOȚIA TERESTRĂ

3.1.4.1. Locomoția omului

La om se disting două moduri de locomoție: *mersul* și *fuga*.

Mersul se caracterizează prin aceea că există un moment în succesiunea continuă de mișcări, cînd ambele picioare ating pămîntul. În mișcarea fiecăruia dintre cele două membre inferioare se disting două faze: o *fază de sprijin*, cînd piciorul atinge pămîntul și o *fază de suspendare*. În timpul fazei de sprijin, piciorul corespunzător descrie o mișcare în evantai cu vîrfurile în jos la nivelul plantei și baza sus — deplasarea articulației coxo-femorale; în faza de suspendare, descrie tot o mișcare în evantai, însă inversat cu vîrfurile în articulația coxo-femurală și baza jos (deplasarea labeli piciorului) (fig. 150). Mișcările în evantai descrise de cele două picioare, în același timp, sînt inversate. De îndată ce unul din picioare atinge pămîntul cu călcîiul, el se găsește în stare de extensie și se menține în această stare pînă ce toată

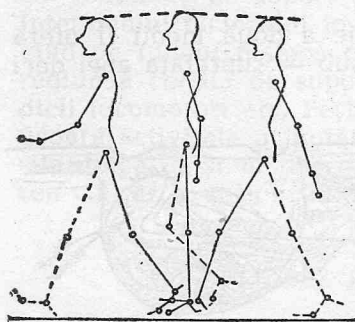


Fig. 150. Mersul omului; cele trei momente care asigură deplasarea cu un pas.

talpa se sprijină pe pămînt, cînd se îndoaie puțin; apoi cînd începe să se ridice pe vîrf, se extinde din nou pînă ce celălalt picior începe să se sprijine pe pămînt.

Din momentul în care piciorul părăsește pămîntul pînă la din nou contactul cu el (cît este suspendat) el este ușor îndoit.

Un pas poate fi reprezentat schematic cu cele trei momente ale lui ca în figura 150.

Seria de mișcări efectuate între două atingeri succesive ale pămîntului de către același picior poartă numele de *pas fiziologic* sau *pas Marey*. El este egal cu doi pași obișnuiți.

Mișcările membrelor inferioare din timpul locomoției sînt însoțite și de mișcări ale altor părți ale corpului: mișcări ale capului, ale mîinilor, ale trunchiului și bazinului.

Linia creștetului capului, pe verticală, este sinuoasă, cu vîrfurile cel mai înalt în momentul verticalei, iar cu cel mai coborît în momentul dublei atingeri; amplitudinea acestor oscilații este de 3—4 cm.

Mîinile execută mișcări sincrone aceluia al piciorului opus.

Trunchiul — linia umerilor — execută o mișcare dublă, verticală (ca și capul) și în plan orizontal, de răsucire.

Bazinul execută de asemenea o mișcare dublă, oscilantă, în plan vertical și în plan orizontal. Oscilațiile în plan orizontal fac ca linia soldurilor să facă un unghi variabil cu axa mersului.

Mișcările în plan orizontal ale bazinului se fac în sens invers aceluia al umerilor: cînd piciorul drept este suspendat și urmează mișcarea sa pendulară, soldul drept este mai înainte decît soldul stîng iar umărul drept este mai în urma umărului stîng.

Fuga este un mod de înaintare în cursul căruia unul din picioare vine să atingă pămîntul cînd celălalt îl părăsește (Marey).

În fugă există un moment cînd ambele picioare sînt suspendate, dar nu există nici un moment cînd ambele picioare să se sprijine pe pămînt.

În timpul fugii au loc aceleași mișcări ale celorlalte segmente corporale ca și în mers (cap, brațe, trunchi) cu aceeași direcție și succesiune, însă mai amplă și mai rapidă.

Ceea ce mai caracterizează fuga este faptul că în tot timpul ei centrul de greutate al corpului este proiectat înainte, prin aplecarea corpului întreg înainte. Cu cît fuga este mai rapidă, cu atît centrul de greutate este proiectat mai înaintea poligonului de susținere. La începutul fugii atletice, axul general al trunchiului, poate să facă cu solul un unghi de 45° .

În cursele de fond, corpul este aproape vertical. Menținerea corpului aplecat este cauza însăși a vitezei, dar în același timp grăbește foarte mult și oboseala musculară.

Cînd omul trage, împinge o greutate, urcă pe scări sau pe un plan înclinat, se apleacă înainte odată cu centrul de greutate. Astfel se realizează două avantaje la îndeplinirea travaliului: vîrfurile picioarelor găsește sprijin în pămînt, iar greutatea corpului dusă înainte înlesnește deplasarea.

La coborîrea unei scări sau a unui plan înclinat, corpul — și cu aceasta centrul de greutate — rămîne înapoi, frînînd mișcarea corpului, a cărei viteză tinde să crească.

Mișcarea pîrghiilor osoase în timpul mersului este datorită acțiunii pe care o exercită asupra lor diferiți mușchi:

— în timpul cînt piciorul părăsește pămîntul (la începutul pasului posterior), este contractat mușchiul soleus, care determină înaintarea piciorului și ridicarea lui; ea este urmată de contracția cvadricepsului, care menține și piciorul rigid; urmează apoi contracția flexorilor gam-

bei și apoi aceea a coapsei, în care timp piciorul este îndoit; la sfârșit, are din nou loc o contracție a cvadricepsului, care întinde piciorul.

Calcularea travaliului total efectuat în cursul locomoției este o operațiune foarte dificilă, datorită pe de o parte complexului de mișcări, iar pe de altă parte datorită faptului că, pe lângă travaliul mecanic efectuat, o serie de alți mușchi efectuează un travaliu static destul de intens.

Totuși se fac determinări ale travaliului mecanic în cursul cărora se ține seama de următorii factori: oscilarea pe verticală a corpului din timpul mersului, care reprezintă factorul cel mai important al travaliului muscular; variațiile de viteză în mișcarea diferitelor părți ale corpului, travaliul de oscilație al gambei.

După Lefèvre pentru un om de 60 kg, cu oscilație verticală de 0,05 m se execută pentru fiecare pas un travaliu de 3 kgm la care se adaugă travaliul de viteză de 0,50 kgm și acela al oscilației gambei de 0,25 kgm. În total se efectuează, pentru fiecare pas un travaliu de 3,75 kgm. Dacă socotim că la fiecare kilometru sînt circa 1428 pași, travaliul efectuat va fi de 5355 kgm pentru un kilometru parcurs. Acestuia îi corespunde o cheltuială energetică de: $5355 : 420 = 13,27 \text{ kcal} \times 4$ (randament 25%) = 53,08 kcal. Cînd terenul prezintă dificultăți, valoarea acestora se poate dubla.

Se mai poate determina valoarea travaliului efectuat, în mod indirect, prin măsurarea schimbului de gaze față de repaus, ținînd seama că pentru un litru de O_2 consumat rezultă 4,83 kcal, sau pentru un litru de CO_2 exalat rezultă 5,40 kcal.

3.1.4.2. Locomoția patrupedelor

Este destul de variabilă după specii. Dintre mamifere, ierbivorele mari, care au copite, au un mers asemănător cu acela al carnivorelor; acestea din urmă mai mult „alunecă” decît merg (*mersul felin*; fig. 151).

Bine studiată este stațiunea și locomoția la cal (dintre patrupede).

Stațiunea calului poate fi: pe trei picioare (două anterioare și unul posterior care, din cînd în cînd se poate schimba cu simetricul lui)

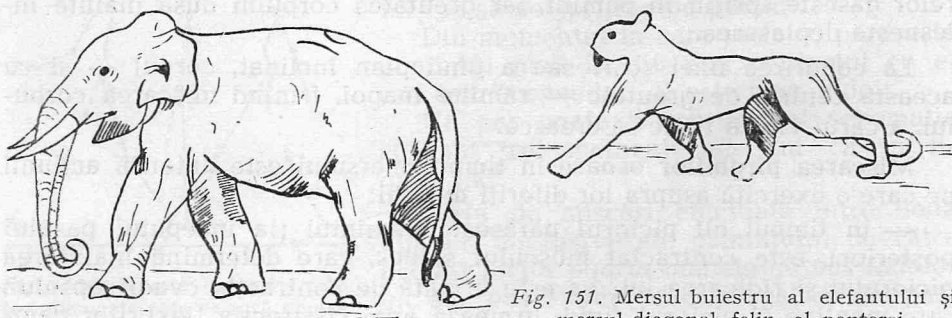


Fig. 151. Mersul buiestru al elefantului și mersul diagonal, felin, al panterei.

— aceasta e poziția de odihnă și somn; sau pe patru picioare, stațiunea forțată a calului.

Mersul calului se studiază după urmele lăsate pe sol și după zgomotele (bătăile) care se aud prin cinematografiere.

Pașul este alura în cursul căreia cele patru picioare asociate în diagonală în două perechi se ridică și se așază pe pământ, provocând patru bătăi la intervale de timp aproape egale. Aceste bătăi se produc întotdeauna în aceeași ordine, oricare ar fi piciorul care începe. În această locomoție animalul se sprijină când pe un biped în diagonală, când pe un biped lateral, când se sprijină pe un biped diagonal, membrele bipedului opus sînt foarte îndepărtate, piciorul anterior punindu-se pe sol când cel posterior se ridică. Când se sprijină pe un biped lateral, membrele bipedului opus sînt foarte apropiate.

Trapul se caracterizează prin aceea că se produc numai două bătăi, provocate de atingerea pământului, succesiv de către cele două bipede diagonale. În intervalul dintre două bătăi succesive, corpul rămîne un timp suspendat în aer.

Galopul este locomoția rapidă a calului. Galopul cuprinde șase faze, dintre care cinci se sprijină pe pământ, iar una când corpul animalului este suspendat în aer.

Mersul insectelor se face prin mișcarea alternativă a două tripiede formate în diagonală.

„*Mersul*” *lipitorilor* pe pământ se face prin mișcări de alungire și scurtare a corpului, prin contracția succesivă a musculaturii circulare, cu cea longitudinală și, fixîndu-se cu ventuzele, lipitorile înaintează pe suport (fig. 152).

Locomoția șerpilor se face prin tîrîre la suprafața pământului, datorită undulațiilor corpului, care se propagă din regiunea anterioară spre regiunea posterioară și datorită asperităților terenului ce servesc ca puncte de sprijin; de asemenea, rol important joacă și solzii ventrali (fig. 153). Ondulațiile corpului iau naștere imediat înapoia capului prin contracția musculaturii laterale longitudinale de o parte (de partea dreaptă, de exemplu) și relaxarea musculaturii laterale de partea opusă. Fiecare ondulație este precedată și inițiată de mișcarea capului (și implicit a sistemului receptor vestibular).

Îndoirea aceasta a corpului — cu concavitatea spre dreapta — se propagă din aproape în aproape, pînă în regiunea codală. În urma ei, tot înapoia capului, se produce o altă undă, de data aceasta cu concavitatea spre stînga, care se propagă și ea spre regiunea posterioară.

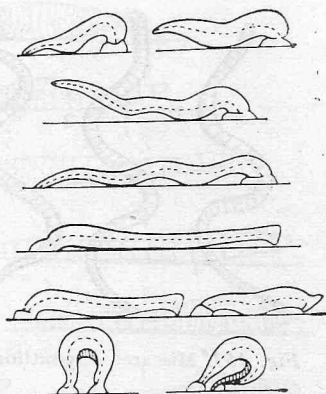


Fig. 152. Deplasarea prin „pășire” la lipitoare

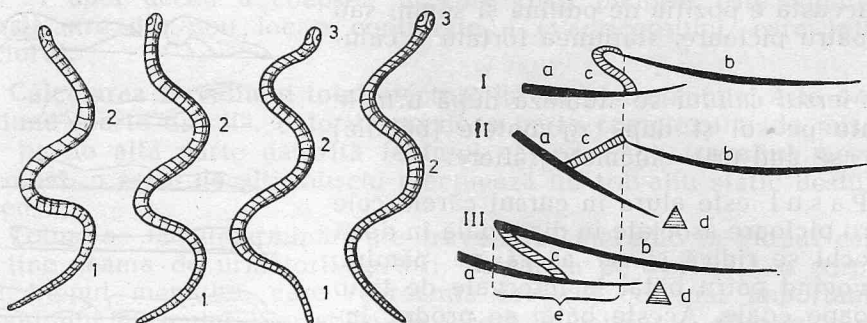


Fig. 153. Mișcarea serpentiformă, la *Coronella austriaca* (în stînga); în dreapta, mișcarea cu ajutorul solzilor (b) și (a):
c — mușchi; d — asperitatea terenului; e — deplasarea realizată prin mișcarea unui solz.

În drumul lor, undele acestea întilnesc asperități ale terenului (fig. 154), asupra cărora exercită o apăsare egală în fiecare punct cu forța musculară dezvoltată în mușchii în contracție; asperitățile fiind imobile, în punctele în care corpul șarpelui se sprijină pe ele, ia naștere cîte o forță contrară și egală din însumarea cărora rezultă deplasarea înainte a corpului animalului.

Dacă punem corpul șarpelui pe o oglindă (sau pe un geam, sau orice altă suprafață netedă), vom observa că apar undulații ale corpului succesiv de o parte și de alta, înapoia capului; ele se propagă pînă în regiunea codală și cu toate acestea animalul nu înaintează deloc; acum, lipsind asperitățile naturale ale solului, lipsesc punctele de sprijin necesare tirîtului șerpilor.

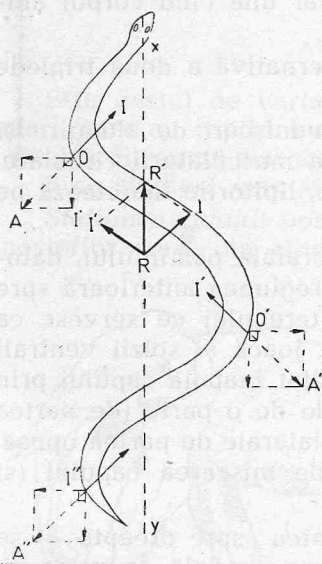


Fig. 154. Mișcarea undulatorie-serpentiformă: sistemul mecanic realizat.

Dacă însă pe suprafața netedă (oglină sau geam) punem transversal și paralele între ele, numeroase fire de ață, constatăm că animalul se poate deplasa pe această suprafață. De data aceasta rol important joacă solzii tegumentari ventrali care sînt dispuși transversal față de axa corpului. Așa cum se poate vedea pe figura 153 prin contracția mușchilor tegumentari, un solz este ridicat și tras înainte; solzul acesta sprijinindu-se cu marginea lui posterioară pe un fir de ață, servește ca pîrghie pentru tragerea înainte a solzului următor, și tot așa pornind din regiunea anterioară pînă în regiunea posterioară, corpul este tras treptat înainte.

Locomoția rîmei se face tot prin tirirea la suprafața pămîntului prin mișcări ce se aseamănă întrucîtva cu cele peristaltice și folosind ca pîrghii de sprijin perișorii laterali ai corpului și asperitățile terenului. Așa cum se poate urmări și pe figura 155 la început se observă o subțiere și o împingere înainte a re-

giunii anterioare a corpului, prin contracția musculaturii circulare și relaxarea celei longitudinale în acest segment corporal; apoi urmează o tragere înainte a regiunii posterioare a corpului, prin contracția musculaturii longitudinale și relaxarea musculaturii circulare, avînd ca punct de sprijin perișorii laterali îndreptați cu vîrful spre înapoi (datorită acestei poziții a perișorilor, corpul animalului în întregime — sau numai unele segmente ale lui — se poate deplasa spre înainte, dar nu-și mai poate reveni la poziția inițială).

Locomoția rîmei este deci o mișcare combinată de împingere și tragere, ce rezultă din funcționarea alternativă și antagonistă a musculaturii circulare și longitudinale a corpului ei și care se realizează cu ajutorul perișorilor ce iau punct de sprijin pe suport (fig. 155).

Vitezele maxime de deplasare atinse în lumea animalelor terestre sînt: ghepardul cu 90—100 km/h, antilopa cu 80 km/h, girafa cu 70 km/h, calul cu 60 km/h, struțul cu 50 km/h, omul cu 35 km/h, șarpele cu 11 km/h.

După indicele randamentului energetic, ciclistul depășește ghepardul, cangurul depășește avionul, omul depășește cîinele de vînătoare, șoarecele este marele învins.

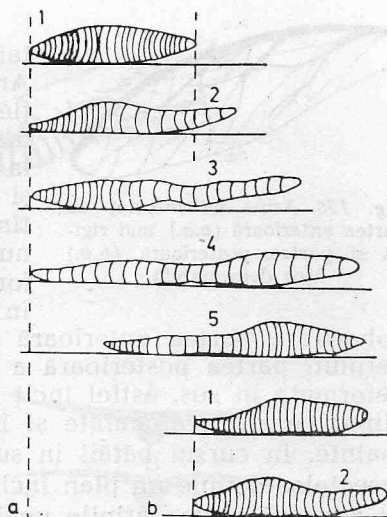


Fig. 155. Locomoția rîmei;
1—5 — diferite momente din cursul deplasării corpului de la a la b.

3.1.5. LOCOMOȚIA AERIANĂ

Animalele care zboară (păsările și insectele) fiind mai grele decît aerul, reușesc ca pe baza energiei dezvoltate de contracția musculară să se mențină la diferite înălțimi, să-și echilibreze greutatea corpului lor în aer, să învingă rezistența opusă de către aer la înaintarea lor.

La păsările zburătoare, greutatea (densitatea) corpului este mult micșorată datorită prezenței sacilor aerieni și structurii poroase a oaselor. La insectele zburătoare, sistemul respirator traheal, plin cu aer, realizează de asemenea o mișcare a densității corpului. Organele locomotoare aeriene sînt aripile, planuri cu o suprafață mai mare sau mai mică, cu ajutorul cărora animalele bătînd aerul reușesc să se înalțe și să înainteze în mediul aerian.

După structura și modul de funcționare al aripei deosebim două tipuri fundamentale de zbor: zborul păsărilor și zborul insectelor.

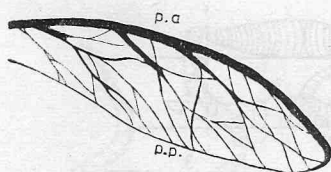


Fig. 156. Aripa de insecte, cu partea anterioară (p.a.) mai rigidă și partea posterioară (p.p.) ușor deformabilă.

Zborul insectelor se realizează prin bătaia aerului, în sus și în jos, cu aripile. Aripa de insecte (fig. 156), datorită poziției și grosimii nervurilor chitinoase, este mai rezistentă în porțiunea anterioară decât în cea posterioară, care este membranoasă și ușor deformabilă. Din această cauză, în timpul cît bate aerul în sus sau în jos, aripa nu mai rămîne un plan orizontal ci se transformă într-un plan înclinat; în cursul bătăii în jos, sub acțiunea mușchilor ridicători și

coborîtori, partea anterioară a aripii învinge cu ușurință rezistența aerului; partea posterioară a ei însă — mai puțin rezistentă — este deformată în sus, astfel încît întreaga aripă devine acum un plan înclinat ce alunecă înainte și în jos, deplasînd corpul animalului spre înainte. În cursul bătăii în sus, dimpotrivă, din aceleași cauze, aripa insectelor devine un plan înclinat care alunecă înainte și în sus. Dacă se acoperă cu lac aripile unei insecte — făcîndu-le prin aceasta uniform de rezistente — se constată că animalul, deși mai bate din aripi, nu mai poate însă zbura (nu se mai poate ridica în aer și nici înainta).

În realitate mișcarea aripilor insectelor este mult mai complexă.

Urmărindu-se zborul insectelor cu aripi mari — a fluturilor mari în special — s-a constatat că linia descrisă de corpul acestora este o linie sinuoasă, în valuri, datorită faptului că la fiecare bătaie în jos a aripilor corpul este ușor aruncat în sus, iar la fiecare bătaie în sus, corpul este aruncat în jos. Cînd bătăile sînt foarte dese, atunci cînd aripile sînt mici, oscilațiile acestora ale corpului nu se mai observă.

Numărul bătăilor depinde, în primul rînd de suprafața aripilor; el este cu atît mai mic, cu cît aripile au o suprafață mai mare; iată cîteva exemple:

- țînțarul face pînă la 800 bătăi/s
- musca face pînă la 330 bătăi/s
- bondarul face pînă la 240 bătăi/s
- albina face pînă la 190 bătăi/s
- viespea face pînă la 110 bătăi/s
- libelula face pînă la 28 bătăi/s
- fluturele de varză face pînă la 9 bătăi/s

Direcția de zbor a insectelor poate fi schimbată prin ușoare deplasări ale abdomenului (încalinări spre dreapta sau spre stînga, în sus sau în jos), în cursul cărora poziția centrului de greutate al animalului se schimbă.

Zborul păsărilor poate prezenta două forme: zborul planat care seamănă mai mult cu o plutire în aer, cu aripile întinse și zborul ramat care se face prin bătaia din aripi (fig. 157). Penele aripii de pasăre sînt dispuse unele față de altele în așa fel încît, în cursul bătăii în jos formează un plan continuu, iar în timpul bătăii în sus

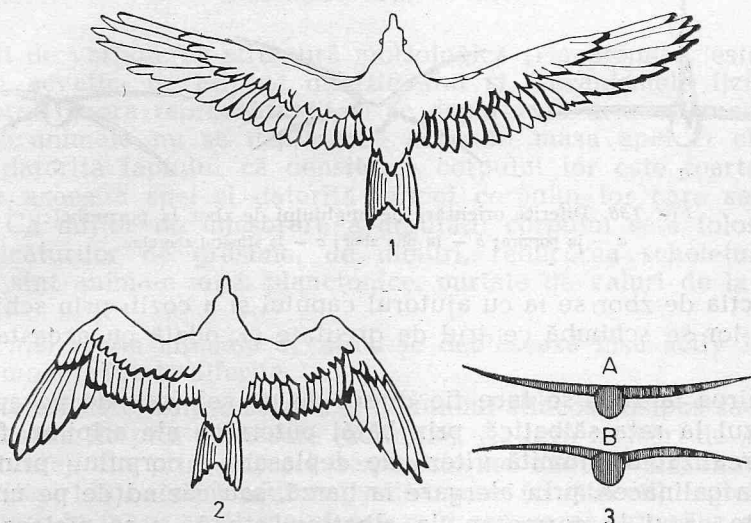


Fig. 157. Aspecte ale zborului păsărilor :

1 — pasărea planează ridicându-se în aer ; 2 — pasărea alunecă rapid pe aer ; 3, A — curbura aripilor în timpul zborului planat ; 3, B — în timpul zborului ramat.

se desprinde una de cealaltă, lăsînd să treacă aerul printre ele — acum aripa nu mai constituie un plan continuu.

Din această cauză, în cursul zborului la păsări, eficace este numai bătaia în jos. Și la aripa de pasăre, partea anterioară este mai rezistentă decît partea posterioară, datorită scheletului osos. Ca urmare, în cursul bătaii în jos, partea anterioară învinge mai ușor rezistența opusă de către aer, cînd partea posterioară (puțin rezistentă) este ridicată ușor în sus, astfel că dintr-un plan orizontal la începutul mișcării, aripa devine un plan înclinat care alunecă pe aer în jos și înainte, trăgînd corpul.

Și la păsări se observă deplasări pe verticală ale corpului în timpul zborului, în sus în cursul bătaii în jos a aripilor și o cădere ușoară în cursul ridicării acestora.

De asemenea și la păsări, numărul bătailor este în raport invers față de mărimea aripilor:

- o vrabie de 33 g face 13 bătai/s
- o rață de 600 g face 9 bătai/s
- un porumbel de 200 g face 8 bătai/s
- un ciuf de 900 g face 5 bătai/s
- un șoim de 400 g face 3 bătai/s
- un pescăruș de 600 g face 3 bătai/s
- o barză de 2000 g face 2 bătai/s
- un vultur de 640 g face 1 bătaie/s
- un pelican de 1000 g face 1 bătaie/s

Amplitudinea bătailor ca și unghiul de zbor este diferit chiar la aceeași pasăre după cum aceasta este în zbor de ridicare la înălțime, în zbor orizontal, sau în zbor de coborîre (fig. 158).

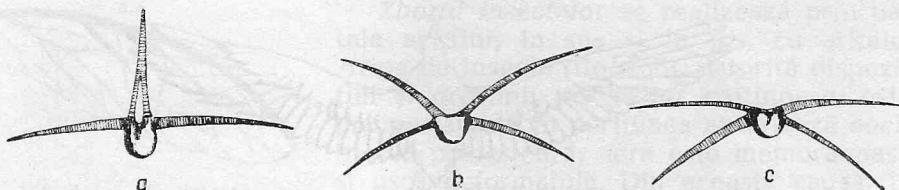


Fig. 158. Diferite orientări ale unghiului de zbor la porumbel:

a — la pornire; b — în plin zbor; c — la sfârșitul zborului.

Direcția de zbor se ia cu ajutorul capului și a cozii; prin schimbarea poziției lor se schimbă centrul de greutate și, odată cu aceasta, direcția.

Pornirea la zbor se face fie direct de pe sol (sau de pe apă) cum este cazul la rața sălbatică, prin bătaii puternice ale aripilor, fie după ce s-a realizat o anumită viteză de deplasare a corpului: prin salturi în aer la galinacee, prin alergare la barză, sau căzînd de pe un suport cum este cazul la cormoran, la albatros, etc. la care picioarele sînt scurte iar aripile foarte lungi.

Viteza de zbor depinde și ea de mai mulți factori: de talie, de suprafața aripilor ș.a.m.d.

- vrabia zboară cu 11 m/s sau cu 40 km/h
- prepelița zboară cu 17 m/s sau cu 61 km/h
- porumbelul zboară cu 27 m/s sau cu 97 km/h
- vulturul zboară cu 31 m/s sau cu 111 km/h
- rîndunica zboară cu 67 m/s sau cu 240 km/h.
- lăstunul zboară cu 88 m/s sau cu 316 km/h
- fregata zboară cu 100 m/s sau cu 360 km/h

Distanța pe care o parcurg păsările în zbor este mai mare și poate atinge: pentru porumbel 570 km fără odihnă; pentru fregată 2000 km fără odihnă — aceasta din urmă, care zboară numai ziua, a fost întîlnită în largul mărilor la 1000 km distanță de cel mai apropiat uscat.

Multe păsări, mai ales cele cu aripi mari, folosesc zborul planat: șoimul, pescărușul, vulturul, pelicanul etc.

Bătînd din aripi acestea se ridică la o anumită înălțime în aer și aici, menținîndu-și aripile întinse cu vîrfurile ușor în sus și imobile, folosesc curenții de aer datorită cărora se pot ridica în spirale largi din ce în ce mai sus, pot coborî tot în spirale largi, sau pot „cădea” de la înălțime să prindă un șoarece în iarbă.

Calculîndu-se travaliul efectuat de păsări în cursul zborului s-a constatat că, în general, valoarea lui crește pe măsură ce talia scade. Așa, pasărea colibri face un travaliu de 5,68 kgm/s ceea ce reprezintă limita maximă, rîndunica face 4,30 kgm/s, barza face 0,91 kgm/s, albatrosul face 0,49 kgm/s iar condorul face 0,34 kgm/s.

3.1.6. LOCOMOȚIA ÎN APĂ

Pe cît de variată, ca structură morfologică și anatomică, este fauna mediului acvatic, pe atît de diferite sînt și mecanismele fiziologice cu ajutorul cărora reprezentanții ei se deplasează în acest mediu.

Multe animale nu se deplasează activ în masa apei ci ele doar *plutesc* datorită faptului că densitatea corpului lor este foarte apropiată de aceea a apei și datorită formei corpului lor care se opune căderii. Ca mijloc de micșorare a greutateii corpului este folosit prezența picăturilor de grăsime, de uleiuri, reducerea scheletului lor. Acestea sînt animale mici, planctonice, purtate de valuri de la un loc la altul.

Cele mai multe animale acvatice se deplasează însă activ în masa apei, în moduri foarte diferite.

Animalele care trăiesc de obicei pe fundul stîncos, nisipos sau mîlos, se deplasează fie prin *alunecare* (actiniile), fie prin mișcări de „tumbă” (tot actiniile), fie prin mișcări *serpentiniforme* sau ca ale rîmei (unii viermi) (fig. 159), fie cu ajutorul *picioarelor* (crustaceii). Altele (cele care trăiesc în masa apei) înaintează prin aruncarea bruscă a apei din cavitățile lor; folosesc deci mecanismul *autopropulsiei*. Iată cîteva dintre acestea: meduzele prin contracția umbrelei elimină apa cu putere din camera subumbrelară; apa aceasta lovindu-se brusc de masa de apă din jur — împinge corpul animalului în direcția opusă; cefalopodele de asemenea, aruncînd cu putere apa din camera mantalei prin sifon, sînt aruncate în direcția opusă; lamelibranhiatul *Pecten* apropiindu-și cu putere valvele, expulzează apa dintre acestea, ceea ce face să-i fie aruncat în direcție opusă corpul (cînd se excită un grup de *Pecten* aceștia „roiesc” în apă în toate direcțiile ca un roi de fluturi).

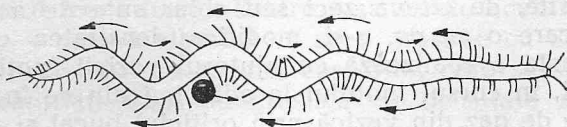
Locomoția tipică acvatică este *înotul*, ce se realizează prin activitatea unor segmente ale corpului adaptate la aceasta. Buni înotători sînt crustaceii, peștii și mamiferele acvatice.

Noi nu vom descrie toate aceste mecanisme de locomoție arătate mai sus, ci ne vom opri mai mult la locomoția tipic acvatică, care este *înotul peștilor*.

Corpul peștilor, fuziform, este astfel alcătuit încît rezistența pe care o opune apa înaintării lui este minimă; așa, pentru păstrăv rezistența aceasta este de numai 0,1 g cînd viteza lui de înot atinge 0,35 m/s; de asemenea, elasticitatea dinamică a pielii și prezența stratului de mucus, amortizează puternic fenomenele de turbiditate; scurgerea apei devenind laminară, mărește viteza de înaintare.

Deplasarea peștilor în apă se face datorită mișcărilor ondulatorii (de tip serpentiniform), efectuate de către înotătoarea codală sau de

Fig. 159. Mișcarea ondulatorie la *Nereis diversicolor*.



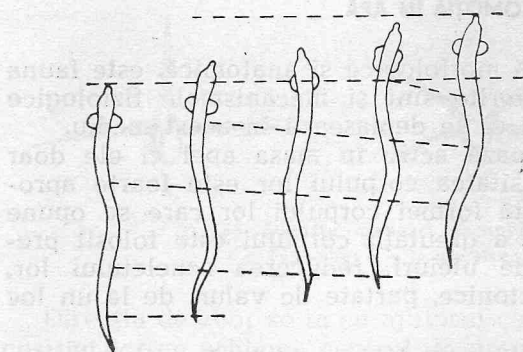


Fig. 160. Înotul prin mișcări ondulatorii ale corpului în întregime.

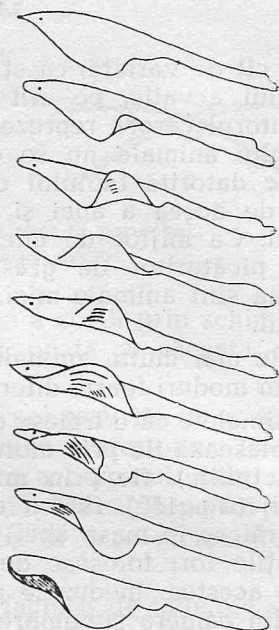


Fig. 161. Înotul prin mișcări ondulatorii ale înotătoarelor laterale.

către corpul în întregime (fig. 160) și avînd ca puncte de sprijin masa de apă. La peștii la care și înotătoarele laterale sînt bine dezvoltate (și la care corpul nu mai este fuziform — cum sînt Rajidele) mișcarea ondulatorie a acestora este folosită la înot (fig. 161).

La majoritatea peștilor însă celelalte înotătoare asigură menținerea unei anumite poziții a corpului, schimbarea direcției de înot (pentru înotătoarele dorsale) și uneori — în mică măsură — o înaintare foarte lentă. Viteza de înot a peștilor este foarte diferită și ea depinde în primul rînd de organul propulsor: peștii care utilizează înotătoarea codală pot atinge viteze mari însă durata de înot este scurtă; așa este crapul, care poate face 2,1 km pe oră; dimpotrivă, cei care utilizează mișcările ondulatorii ale corpului, ating viteze mai mici dar timpul de înot este mult mai mare; leptocefalii pot atinge o viteză abia de 660 m pe oră, dar pot înota continuu timp de 2 ani de zile.

Dintre grupele de pești, cei mai buni înotători sînt păstrăvii și rechinii: ei ating viteze de 20—25 km/h. Rechinii prezintă în același timp și o rezistență la înot foarte mare: ei se pot menține zile întregi în urma vapoarelor destul de rapide, fără să obosească.

Nu putem vorbi de înotul peștilor fără să arătăm rolul ce revine vezicii înotătoare a acestora. Peștii înotă în masa apei la adîncimi diferite, de cîteva zeci sau chiar sute de metri, datorită posibilității pe care o au de a-și modifica densitatea corpului după adîncime; aceasta o realizează cu ajutorul vezicii înotătoare. La peștii Physostomi, în cursul înotului la adîncimi din ce în ce mai mari, se elimină bule de gaz din vezică prin orificiul bucal și astfel densitatea corpului

peștelui crește paralel cu creșterea presiunii apei spre adâncime (pentru fiecare 10 m adâncime, presiunea apei crește cu o atmosferă) și, printr-o cheltuială mică de energie, el se menține aici. La peștii Physocliști, în cursul înotului spre adânc, gazul din vezică (oxigenul) este absorbit de către corpul oval al acesteia și trecut în sânge; prin aceasta se micșorează volumul vezicii și crește densitatea corpului.

În cursul ridicării spre suprafață, la ambele grupe de pești volumul vezicii înotătoare se mărește, datorită capacității pe care o are „corpul roșu” de a lua oxigen din sânge și de a-l elimina în interiorul vezicii; prin creșterea volumului vezicii, densitatea corpului peștelui se micșorează astfel că se menține cu ușurință în apa de la suprafață, fără un consum energetic prea mare.

Viteza de înot a mamiferelor acvatice este și ea apreciabilă. Astfel un delfin de 1,91 m lungime și 89 kg greutate, a înotat sub apă la 1 m adâncime cu 21,4 km/h timp de 50 secunde, cu 25,8 km/h timp de 10 secunde; cu 26,8 km/h timp de 7,5 secunde; în două reprize, el a putut atinge viteza de 29,9 km/h.

Modificări adaptative. În general, la toate animalele care trăiesc în masa apei, greutatea lor este foarte apropiată de aceea a apei înconjurătoare. Aceasta s-a realizat în mai multe feluri.

Prin suprimarea la maximum a învelișurilor corporale sau a scheletului; așa, la moluștele pelagice cochilia este mult redusă (cefalopode) sau lipsește complet (*Aplysia*), față de cele bentonice care au cochilia de pînă la 200 kg greutate (*Tridacna*). Crustaceii pelagici au o crustă fină-subțire (*Portunus*), pe cînd cei bentonici au una puternică, impregnată cu săruri (*Carcinus* etc.); broaștele țestoase marine, de cîteva zeci sau chiar sute de kg greutate au o carapace foarte redusă, comparativ cu broaștele țestoase de uscat.

Prin realizarea unui mediu intern mai puțin dens decît apa de mare. Astfel, calmarul se poate menține absolut imobil în apa de mare fără nici un efort aparent; el are o cavitate celomică enormă plină cu lichid cu o densitate cuprinsă între 1,010 și 1,012 care reprezintă 2/3 din greutatea animalului. La el ionul amoniu reprezintă 4/5 din conținutul total în cationi; anionul „sulfat” este înlocuit cu „clorură” (clorură de amoniu). Alte animale planctonice, gelatinoase, meduze, moluște, heteropode și pteropode, tunicieri, au toate mediul interior cu o densitate mai mică decît aceea a apei de mare, deși sînt izotonice cu aceasta; particular și comun pentru ele este excluderea ionului „sulfat”.

Prin depuneri de grăsime, la unicelulare cum este *Noctiluca* sau la unele copepode oceanice. Dintre pești, amintim rechinul la care ficatul ocupă 25% din corp și conține 80% grăsime de tipul squalinei cu o masă specifică joasă (0,86). Dintre mamiferele acvatice: balenele mai de suprafață — balena albastră — au o grăsime cu densitate apropiată de aceea a uleiului de morun; cașalotul, care se scufundă mai profund, are cantități mari de grăsime cu densitate mai joasă.

Prin utilizarea unor spații gazoase, cum sînt vacuolele mari pline de gaz la protozoarul *Arcella*, cochiliile plutitoare ale unor cefalopode, cum sînt *Nautilus*, *Spirula* și *Sepia officinalis* sau vezica înotătoare a peștilor.

3.2. FIZIOLOGIA CROMATOFORILOR

Culoarea uniformă sau variată pe care o au multe animale se datorește prezenței în tegumentul corpului lor a celulelor colorate — *cromatoforii*. De multe ori, cromatoforii sînt răspîndiți și în pereții unor organe interne (endoteliul capilar, epiteliul respirator, mușchi etc.).

Din punct de vedere funcțional, cromatoforii izolați sau grupele de cromatofori reprezintă organe efectoare asemănătoare mușchilor, flagelilor și cililor; ei fac parte dintr-un arc reflex al cărui cîmp receptor este organul vizual și ale cărui căi de legătură pot fi fibrele nervoase sau substanțele hormonale.

Morfologic, orice cromatofor are un corp celular și o serie de prelungiri protoplasmice-arborescente — *cromorizele*; în protoplasma lui se află pigmentul caracteristic; în general, o substanță colorată rezultată din metabolismul animalului (cum este guanina); alteori cromatoforii (unii) conțin pigmenți de origine exogenă.

Pigmenții mai des întîlniți în cromatoforii animalelor sînt: *melanină*, *carotenii*, *guanină* și destul de rar *pigmenți tetrapirolici*. După pigmentul conținut, cromatoforii se pot grupa în: *melanofori* (cu melanine), *eritrofori* (cu pigment roșu care poate fi carotenoid sau rest tetrapirolic), *guanofori* (sau iridofori, cu guanină sau alți produși de catabolism puric), *xantofori* (cu pigment galben) sau *lipofori* — care au un carotenoid oxidat.

Trebuie să deosebim cromatoforii de celulele pigmentare, care conțin și ele pigmenți; pigmentul cromatoforilor se poate retracta, devenind punctiform și prin aceasta animalele se decolorează sau se poate răspîndi în întregul corp protoplasmatic celular și animalul se colorează; în celulele pigmentare, pigmentul rămîne uniform dispersat fără a se putea retracta de la un moment la altul.

O atenție deosebită trebuie acordată colorației adaptative a insectelor, *colorația pigmentară*. Precizăm că nu discutăm aici „colorația fizică” a aripilor multor fluturi care rezultă din descompunerea și reflectarea luminii de către milioanele de solzișori — prisme sau rețele de cataboliți azotați (guanine, acid uric etc.).

Insectele nu au cromatofori. Colorația lor adaptativă, morfologică și fiziologică, este legată de metabolismul celulelor hipodermice care pot sintetiza o serie de pigmenți. *Melaninele*, sintetizate de celulele hipodermei, migrează în exocuticulă, în faza de „întărire” a acesteia, după năpîrlire și dau culoarea galbenă sau neagră cu localizare cuticulară (fig. 162, a și b). *Omocromii* — numiți așa fiindcă sînt abundenți în omatidii — au o localizare hipodermică, chiar în celulele în

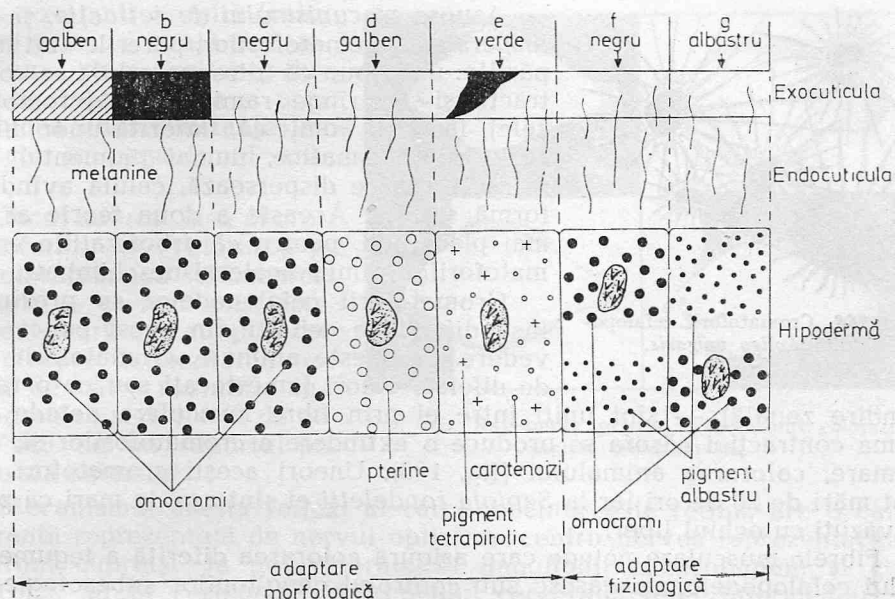


Fig. 162. Mecanismele colorației adaptative a insectelor.

care au fost sintetizați; ei dau culoarea neagră a tegumentului atunci când cuticula este lipsită de melanine (fig. 162, c). *Pterinele*—*lepidopterinele*, pigmentii albi, galbeni sau roșii ai aripilor multor fluturi, reprezintă grupul cel mai bogat al pigmentilor insectelor; ei își au sediul sintezei și localizarea tot hipodermică (fig. 162, d). Ortopterele (lăcuste, călugărițe, greieri etc.) au *pigmenți tetrairolici* albaștri asociați cu *carotenoizi galbeni* (fig. 162, e) din combinația căroră rezultă colorația verde a tegumentului cu localizare hipodermică. Toate categoriile analizate pînă acum (fig. 162, a-f) se caracterizează prin aceea că pigmentii au o anumită localizare celulară ceea ce asigură și o colorație anumită mai de lungă durată; factorii capabili să influențeze și să modifice mecanismul biochimic al sintezei pot schimba colorația tegumentului prin schimbarea naturii pigmentului — este adaptarea morfologică a colorației; acesta este cazul lăcustelor *Oedipode* a căror corp în întregime ia o tentă analoagă aceleia a solului pe care trăiesc.

Există însă și o adaptare fiziologică, când schimbarea colorației tegumentului se face mai rapid, prin migrația pigmentilor conținuți în aceeași celulă hipodermică (fig. 162, g). Așa este cazul la lăcusta *Kosciuscola tristis* care este albastră când temperatura depășește 25°C și se întunecă pînă ce devine neagră la temperatura de 15°C; tot procesul se realizează în decursul a 18 ore. Fenomenul mai poate fi determinat și de colorația mediului și, în acest caz, el este realizat sub controlul hormonilor cromatici, ce funcționează ca efectori ai unor arcuri reflexe neuro-hormonale cu punctul de plecare în excitarea ochilor de către lumina reflectată de pe obiectele din jur.

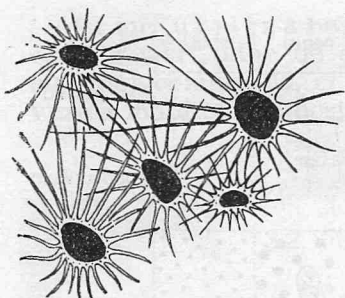


Fig. 163. Cromatoforii cefalopodului *Loligo vulgaris*.

Asupra mecanismului de retracție, și de dispersie al cromatoforilor, părerile sînt împărțite: unii spun că întreaga celulă se contractă și-și strînge ramificațiile (cromori-zele), iar alții admit că, datorită unor mișcări protoplasmatiche, numai pigmentul se retractă sau se dispersează, celula avînd o formă stabilă. Aceasta a doua teorie ar fi mai plauzibilă, pentru că arborizațiile cromatoforilor rămîn aceleași-neschimbate.

Cromatoforii cefalopodelor se prezintă însă diferit de ceilalți din acest punct de vedere. La aceste animale, cromatoforii — de diferite culori (amestecați sau cu o răspîndire zonală) — sînt uniți între ei prin fibre musculare netede în urma contracției cărora se produce o extindere a cromatoforilor și, ca urmare, colorarea animalului (fig. 163). Uneori acești cromatofori se pot mări de 20 de ori iar la *Sepioloa rondeletti* ei sînt așa de mari că pot fi văzuți cu ochiul liber.

Fibrele musculare netede care asigură colorarea diferită a tegumentului cefalopodelor se găsesc sub controlul ganglionilor subesofagieni. Aceștia la rîndul lor se află sub controlul ganglionilor supraesofagieni care primesc influxuri excitatoare de la receptorii optici, tactili și statici.

Cele mai multe animale care-și pot schimba culoarea posedă mai multe feluri de cromatofori și, prin jocul acestora, pot căpăta colorațiile cele mai variate.

Cromatoforii crustaceilor, ai cefalopodelor și ai celorlalte nevertebrate sînt răspîndiți, de obicei, într-un singur strat celular, cu arborizațiile răspîndite și ele în același plan.

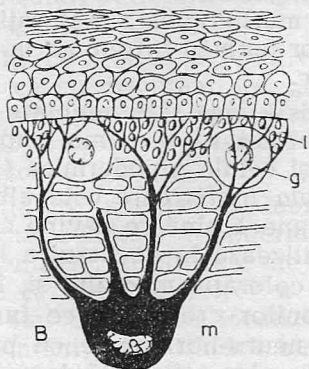
La vertebrate însă atît cromatoforii cît și arborizațiile lor sînt răspîndite în adîncime; exemplul la peștele *Trachinus vipera* la care se formează iridiofori, sau la *Anolis carolinensis* (fig. 164).

Mecanismul fiziologic al schimbării culorii. Retractiva cromatoforilor (decolorarea) ca și destinderea lor (colorarea) poate să fie provocată prin acțiunea directă a luminii asupra tegumentului animalelor,



A

Fig. 164. Melano-iridosom de *Trachinus vipera* (A); B — complex de melano-fo-ri (m), xantofori (g) și leucofo-ri (l) din tegumentul de *Anolis carolinensis*.



B

prin excitanți termici (cald, rece) prin umezeală sau uscăciune, prin excitanți dureroși; de asemenea și prin acțiunea unor substanțe injectate în organismul animal.

Jocul natural însă al cromatoforilor — colorarea și decolorarea, sau schimbarea culorii — se face prin acte reflexe care își au punctul de plecare în excitarea retinei de către radiațiile luminoase ce se reflectă de pe sol sau de pe suportul pe care stă animalul.

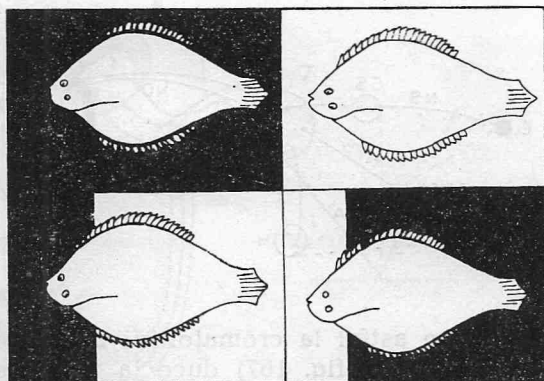


Fig. 165. Experiențe privind mecanismul colorației peștelui *Solea nasuta*.

Mecanismul acesta reflex, al cărui receptor este retina, are o cale aferentă reprezentată de nervul optic, un centru nervos reprezentat de neuroni cuprinși la nevertebrate în ganglionii subesofagieni și cerebroizi, iar la vertebrate în trunchiul cerebral (creier intermediar și bulb) și o cale eferentă; aceasta poate să fie nervoasă, formată din fibre simpatice și parasimpatice, sau humorală-hormonală, formată la vertebrate din hormonul lobului intermediar al hipofizei (intermedina), adrenalină și hormoni sexuali; la nevertebrate, hormoni secretați de glandele salivare (cefalopode) și glandele rostrale sau sinusale (la crustacei).

Rolul receptorului vizual pentru declanșarea acestui mecanism reflex de colorare reiese clar din următoarea experiență care se poate face ușor cu peștele *Solea nasuta* (fig. 165). Se pune animalul într-un acvariu de sticlă pe un fond întunecat și se constată că destul de repede el se închide la culoare; dacă se pune acum pe un fond deschis, aproape alb, el se decolorează puternic; dacă se pune numai capul pe un fond întunecat iar restul corpului pe un fond alb, tot animalul se închide la culoare; dacă se pune capul pe un fond alb și restul corpului pe un fond întunecat, el se decolorează puternic. Dacă se acoperă ochii peștelui cu tuș negru sau cu leucoplast, el se închide la culoare și rămâne permanent în această stare indiferent de fondul pe care stă.

Mecanismul reflex al contractării și dispersării pigmentului cromatoforilor la pești și celelalte vertebrate inferioare (batracieni și reptile) poate fi reprezentat schematic ca în figura 166.

La pești, în creierul posterior, există un centru care, prin extirpare, determină colorarea peștilor, iar prin excitare determină o retracție maximă a cromatoforilor (o decolorare). Un centru antagonist se găsește în creierul intermediar, a cărui excitare duce la o puternică pigmentare.

Din centrul nervos, așezat în creierul posterior, pornesc fibre nervoase care străbat măduva și trec în lanțul ganglionar simpatic, repar-

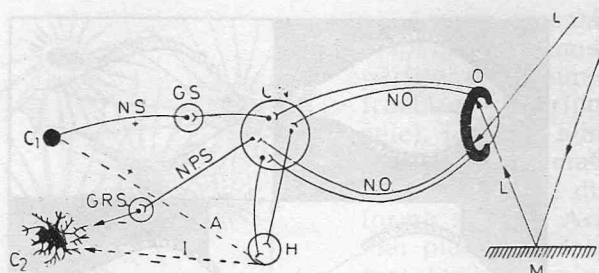


Fig. 166. Mecanismul fiziologic al colorării și decolorării tegumentului vertebratelor inferioare :

L — raze de lumină; *M* — obiect colorat din mediu; *O* — ochi; *N.O.* — nervi optici; *C.N.* — centri nervoși; *G.S.* — ganglioni simpatici; *G.P.S.* — ganglioni parasimpatici; *N.S.* — nervi simpatici; *N.P.S.* — parasimpatici; *H* — glande endocrine; *A* — adrenalină (noradrenalină); *I* — hormon melanocito-stimulator; *C₁* — cromatofor reTRACTAT; *C₂* — cromatofor relaxat.

tizându-se astfel la cromatoorii anumitor regiuni; secționarea acestor fibre la pești (fig. 167) duce la pierderea temporară a capacității de schimbare a culorii în regiunile corespunzătoare; secționarea în B duce la paralizia cromatoforilor din regiunea mijlocie a corpului; secționarea în D duce la paralizia cromatoforilor din regiunea posterioară.

Cercetări mai recente arată că fiecare cromatofor (efector) primește o dublă inervație (simpatică și parasimpatică).

Intensificarea colorației peștilor în perioada de reproducere este explicată clar prin creșterea cantității de hormoni sexuali și a cantității de intermedină; aceste substanțe excită mai ales eritroforii (cromatoorii roșii) și de aici colorația roșie deschisă, aprinsă.

La cefalopode există trei centre de reglare a mecanismului de schimbare a culorii în sistemul lor nervos: un centru motor dublu, așezat în ganglionul subesofagian de la care pleacă numeroși nervi în diferitele părți ale corpului; subordonați acestui centru sînt ganglionii ventrali; la rîndul lui, centrul subesofagian este sub controlul unui

centru din ganglionii cerebroizi; la acest centru sosesc influxuri senzitive de la receptorii vizuali, tactili și statici.

La crustacei nu s-a putut arăta așa de evident rolul elementelor nervoase în dinamica cromatoforilor. În schimb, apare foarte clar rolul substanțelor humorale. Două glande intervin în „jocul” cromatoforilor la crustacei: una neurosecretoare, se găsește în pedunculul ochiului, glanda pedunculară; prin îndepărtarea ei, cromatoorii au o expansiune maximă. A doua glandă a fost descrisă numai la *Cran-gon*; ea este așezată în cefalotorace și anume în regiunea

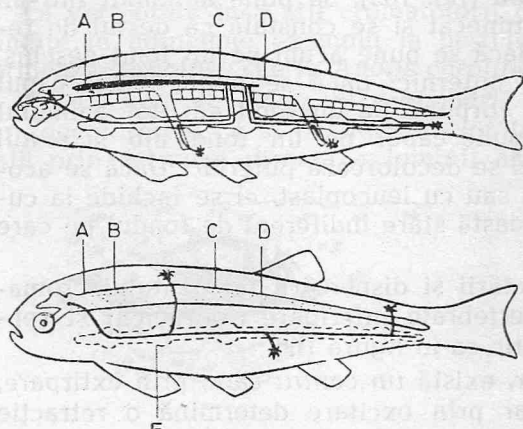


Fig. 167. Rolul regulator al sistemului nervos asupra funcționării cromatoforilor la *Phoxinus laevis*:

Sus, inervația somatică și vegetativă simpatică ce asigură relaxarea cromatoforilor. A—E — secționări ale axului cerebro-spinal și vegetativ (după E. Florey).

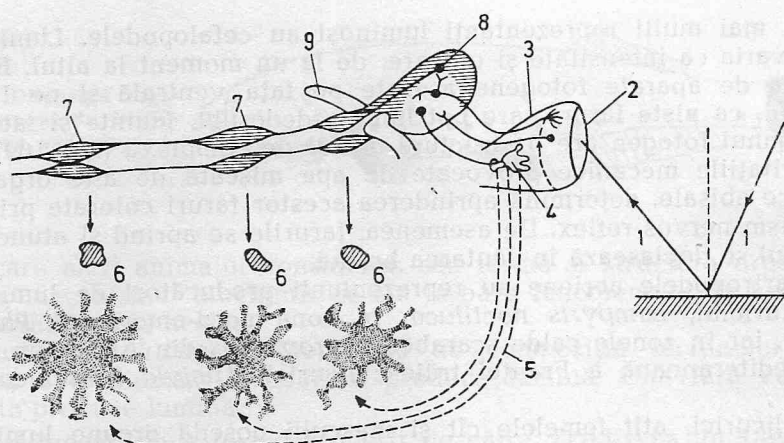


Fig. 168. Mecanismul reflex al schimbării culorii la crustacei:
 1 – lumină reflectată; 2 – ochi; 3 – nerv vizual; 4 – glandă pedunculară; 5 – hormoni cromatici; 6 – cromatofori contractați; 7 – ganglioni din lanțul ventral; 8 – ggl. cerebroizi; 9 – tub digestiv.

rostrală; hormonul ei are o acțiune antagonistă glandei pedunculare, deci produce expansiunea cromatoforilor.

Mecanismul reflex schematizat al schimbării culorii la crustacei este reprezentat în figura 168.

3.3. BIOLUMINESCENȚA

Producerea de lumină este un fenomen comun multor plante și animale. Dintre plante, mai ales bacteriile posedă un grad ridicat de luminescență. Dintre animale, unele pot produce lumină prin mijloacele lor proprii; altele găzduiesc în anumite regiuni ale corpului lor bacterii luminescente de la care împrumută apoi lumina.

Animale producătoare de lumină. Dintre unicelularele *Cystoflagellate*, amintim specia *Noctiluca miliaris*, care trăiește și în M. Neagră, în apa de la suprafață în număr așa de mare încât, în cursul nopților negre, valurile sînt pline de mii de scînteii. Excitantul este șocul mecanic produs de mișcarea apei asupra corpului animalului.

Dintre Celenterate, meduzele *Pelagia* și *Aequorea*; dintre Octocoralierei, *Penatularia*, iar dintre ctenofore, *Cestus veneris* și multe altele.

Cînd privește viermii au mai puțini reprezentanți producători de lumină, mai ales printre polichete și oligochete.

Dintre echinoderme doar unele ophiuride sînt producătoare de lumină.

Dintre lamelibranhiate trebuie să amintim de *Pholas*; acesta are pe suprafața corpului niște zone glandulare ce pot secreta un mucus luminos; atunci cînd animalul este puternic excitat, mucusul este aruncat în apa din jur sub forma unui cordon de mii de stelute.

Cei mai mulți reprezentanți luminoși au cefalopodele. Lumina lor poate varia ca intensitate și culoare, de la un moment la altul. Ea este produsă de aparate fotogene așezate pe fața ventrală și pe laturile corpului, ca niște faruri care pot lumina dedesubt, înainte și lateral.

Organul fotogen are o structură destul de complexă (fig. 169).

Excitațiile mecanice provocate de apa mișcată de alte organisme acvatice abisale, determină aprinderea acestor faruri colorate printr-un mecanism nervos reflex. De asemenea, farurile se aprind și atunci când animalul se deplasează în căutarea hranei.

Și artropodele aeriene au reprezentanți producători de lumină; la noi licuriciul, *Lampyrus noctiluca*; în zona nord-americană *Photinus pyralis*, iar în zonele calde scarabeul *Pyrophorus* din Antile; în regiunea mediteraneană a Franței trăiesc licuricii *Luciola lusitanica* și *L. italica*.

La licurici, atât femelele cât și masculii posedă organe luminoase așezate pe segmentele abdominale în număr de 4—7 (fig. 170).

Organele luminoase la *Pyrophorus*, sînt așezate dorsal, simetric pe cele două părți ale protoracelui și unul median pe primul segment abdominal, tot ventral ca și la licurici (fig. 170).

Reprezentanți producători de lumină au și unele artropode acvatice cum este crustaceul ostracod *Cypridina hilgendorffii* („licuriciul de mare”) din M. Japoniei sau din largul coastelor insulei Jamaica.

Dintre vertebrate, peștii au chiar cîteva familii fotogene ce poartă adîncul mărilor. La cei pelagici formele luminoase sînt foarte rare. Lumina lor poate fi și colorată în ultramarin și roșu rubiniu. Organul lor luminos se aseamănă ca structură cu un ochi și cu organul luminos al Cefalopodelor. Uneori, cum este la teleosteeanul *Gonosoma nudatum*, sînt șiruri de astfel de organe luminoase pe laturile corpului (fig. 171).

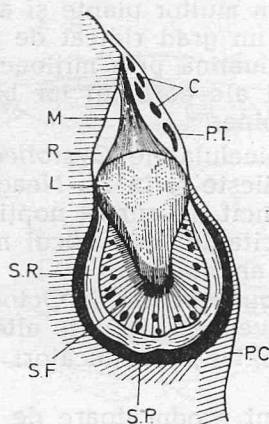


Fig. 169. Organizarea generală a unui organ luminos de cefalopod:

P.C. — peretele corporal; P.T. — peretele corporal transparent; C. — cromatofori; M. — mușchiul lentilei; R. — reflector; L. — lentilă; S.R. — strat reflector; S.F. — strat fotogen; S.P. — strat pigmentar.

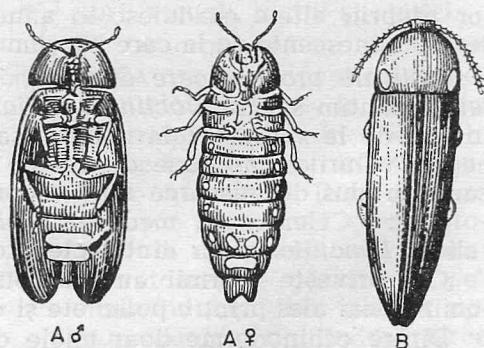
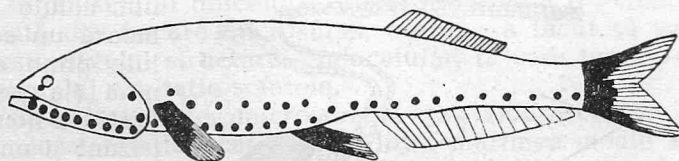


Fig. 170. Dispunerea organelor luminescente la *Lampyrus* (A) și la *Pyrophorus* (B).

Fig. 171. Dispoziția organelor luminescente la *Gonostoma nudatum*.



Oricare ar fi animalul considerat, sau forma și structura organului fotogen, mecanismul biochimic ce stă la baza fenomenului de luminescență animală este același.

O substanță, *luciferina* (apropiată de compoziția lecitinelor) sub acțiunea unei diastaze, *luciferaza* produce lumină. Una fără cealaltă nu poate produce lumină.

Acest mecanism a fost descoperit de către Dubois în 1895 prin următoarele experiențe: 1) mai multe organe luminoase de la licurici, sfărâmate într-un mojar cu puțină apă la temperatura laboratorului (circa $+20^{\circ}\text{C}$) dau o pastă care luminează neîntrerupt timp de două ore; 2) mai multe organe luminoase de la licurici, sfărâmate în mojar cu puțină apă caldă (la temperatura $70-75^{\circ}\text{C}$) dau o pastă care însă nu mai luminează nici în momentul obținerii ei, nici după 2 ore de la răcire.

Dubois a amestecat apoi cele două paste (1 și 2) și a obținut un amestec care a luminat din nou timp de aproximativ două ore.

În prima experiență pasta a luminat pînă la epuizarea luciferinei, dar luciferaza nu s-a consumat (a rămas activă); în a doua experiență apa caldă a distrus luciferaza și a rămas doar luciferina, care nu s-a consumat; amestecîndu-se cele două paste, luciferaza din prima a acționat asupra luciferinei din a doua și amestecul a devenit luminescent.

Procesul acesta diastazic de producere a luminii în realitate este mult mai complex.

Mecanismul celular al biofotogenezei. Locul sistemelor luminescente.

După locul în care se petrec reacțiile biochimice producătoare de lumină, și originea substanțelor utilizate, bioluminescența poate să fie extracelulară sau intracelulară.

Luminescența extracelulară se întâlnește la mai multe animale pluricelulare, printre care polichete, moluște bivalve (*Pholade*), calmari (*Heteroteutis*), pești osoși. La acestea, celulele glandulare care elimină secreția luminoasă, pot forma o singură pătură la suprafața corpului, sau sînt dispuse în saci, sub suprafața corpului, eliminînd secreția prin conducte (fig. 172); la calmar secreția luminescentă provine de la o glandă anexă pungii cu cerneală, care se descarcă în cavitatea paleală și de aici, soluția luminoasă este aruncată la exterior prin sifon.

Luminescența intracelulară este proprie animalelor unicelulare, dar se întâlnește și la cele pluricelulare, unde este realizată de către *fotocite* dispuse în organe fotogene specializate, cum este cazul la multe cefalopode, insecte și pești. Adesea, aceste organe au o mare complexitate de structură în care, pe lîngă fotocite, mai întîl-

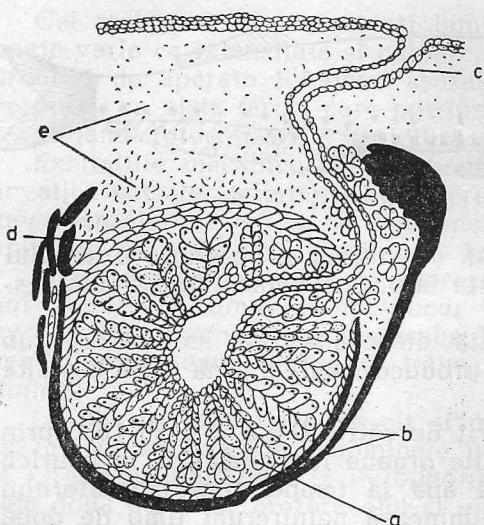


Fig. 172. Organizarea unui „sac” luminescent ce-și varsă produsul prin canal (c) la suprafața corpului:

b — strat pigmentar; a — celule producătoare de secreție luminoasă; c — peretele corporal.

nim celule cu pigment ce formează un adevărat reflector, celule pline cu plachete de guanine (la pești) sau cristale de urați (la licurici) formînd un strat irizant și una sau mai multe lentile, care reglează gradul de dispersie al fasciculului luminos. Reacțiile fotogene se petrec în masa celulară, acolo unde se sintetizează și substanțele specifice.

Considerăm că este necesar să arătăm că, după datele furnizate de către Tarussov (1967), oricare celulă vie emite o luminescență foarte slabă în timpul procesului de oxidare chimică; este vorba deci de un fenomen energetic general, dar extrem de slab. La om, după același autor, celulele tumorilor maligne emit o luminescență de 2—3 ori mai slabă decît aceea a celulelor sănătoase; de notat că razele X măresc

această luminescență, vitamina E o reduce, iar vitamina A o activează.

Durata emisiei de lumină. Numai la un număr redus de specii, emisia de lumină este continuă (la calmarul de adînc, *Spirula* și la miriapodul *Luminodesmus*). La marea majoritate a animalelor luminescente emisia de lumină este intermitentă, ca răspuns la acțiunea unor stimuli interni sau externi. Durata fulgerărilor variază mult, de la 0,1 s la unele animale unicelulare (*Polyedra* și *Noctiluca*), la 1 s la meduze și aproximativ 20 s la *Euphausiaceae* și la calmari; unele animale emit snopuri de fulgere.

Luminescența extracelulară este, în general, de mai lungă durată: de la cîteva secunde cît este la calmar, la 5 minute la *Chaetopterus*. Perioada latentă între acțiunea stimulului și apariția emisiei luminoase este doar de 10 milisecunde, iar intensitatea maximă este atinsă în 30 milisecunde; aceste intervale de timp sînt extrem de scurte chiar și pentru emisia intracelulară și ele pun problema mecanismului atît de rapid al expulsiei secreției luminoase.

Originea subcelulară a bioluminescenței unor animale unicelulare. Dinoflagelatul *Noctiluca miliaris* își are originea într-un număr de $1-5 \times 10^4$ microsurse, care sînt împrăștiate peste tot în citoplasma perivacuolară unde par să reprezinte unitățile funcționale elementare ale bioluminescenței. Studii recente aduc numeroase informații despre mărimea, despre sistemul lor enzimatic și mai ales, despre funcționarea lor.

Organitele emițătoare de lumină — microsursele — variază în diametru de la $1,5 \mu$ la $0,2 \mu$ și sînt localizate aproape exclusiv în citoplasma

periferică. Excitarea organismului unicelular, scoate la iveală o emisie luminoasă independentă din fiecare microsursă, ceea ce a făcut să se considere că acesta este nivelul structural endocelular, la care funcționează mecanismul de cuplaj excitație-scînteie.

După iluminarea cu ultraviolete, microsursele sînt fluorescente.

Este interesant de notat relațiile care există între mărimea medie a organitelor și media numărului de cuante/scînteie. Un diametru de $0,4 \mu$ pentru organit dă un volum sferic de $0,035 \mu^3$, pe cînd un foton produce în medie 10^5 cuante pentru o microscînteie. Dacă presupunem că enzima specifică reprezintă 50% din masa organitului, că are o greutate moleculară de 50000 și o densitate specifică de $1,3 \text{ g/cm}^3$, numărul moleculelor de enzimă calculat pentru o microsursă de mărime medie este de $2,7 \times 10^5$. În acest caz, chiar dacă fiecare moleculă-enzimă ar fi asociată cu emisia numai a unui foton/scînteie, frecvența repetării va fi de 10 sau mai mult/secundă.

Capacitatea organitelor de a lumina în secvență rapidă implică un mecanism de control care limitează reacția de luminescență astfel că, după o scînteiere, rămîne un substrat suplimentar adecvat, sau precursor pentru scînteierile următoare; acest mecanism se poate realiza fie pe calea sistemului enzimatic (ca în cazul mușchilor striati), fie pe calea limitării substratului disponibil. Ceea ce este sigur, este că acest mecanism acționează la nivelul microsursele și trebuie să fie ultima verigă dintr-un lanț de procese care cuplează reacția de luminescență cu activitatea bioelectrică provocată de stimuli.

Fasciculul luminos, la *Noctiluca miliaris*, este urmarea propagării potențialului de acțiune, de tipul „tot sau nimic” care ia naștere la nivelul membranei periplasmice în urma acțiunii stimulului și care se propagă progresiv în masa de citoplasmă, cu o viteză de $60 \mu/\text{s}$, acoperind astfel treptat toate microsursele; după o latență de 2—3 ms începe emisia luminescentă. Treptele mecanismului bioluminescent, la nivelul fiecărei microsurse elementare, pot fi descrise astfel:

a) potențialul de acțiune determină o creștere a permeabilității organitului pentru substratul fotogen;

b) substratul pătrunde în microsursă într-o cantitate limitată de către gradientul de concentrație și de timpul scurt de creștere a permeabilității membranei limitante;

c) reacția fotogenă (sau reacție intermediară) continuă la un nivel proporțional cu cantitatea de substrat disponibil pentru sistemul enzimatic;

d) în același timp, membrana limitantă își revine la permeabilitatea sa din repaus și prin aceasta substratul din mediu este decuplat de reacția luminescentă.

Luminescența este inițiată în celulă progresiv, începînd din locul în care a avut loc stimularea. Fasciculul luminos emis de întreaga celulă rezultă din sumarea aproape sincronă a 10^4 , sau mai multe microsurse, deoarece timpul și forma microscînteilor individuale se aseamănă cu acelea ale microscînteii, existînd unele diferențe mici doar în ceea ce privește timpul și care rezultă din diferența de timp în care potențialul de acțiune acoperă treptat microsursele; mărimea acesteia corespunde cu latența conducerii, care este de 5—10 ms. O scurtare a

timpului microscinței are loc atunci cînd celula este stimulată în așa fel încît scînteierea microsurselor este sincronă; în acest caz, cinetica microscinței reprezintă cinetica medie a tuturor microscințelor componente.

Celula poate lumina de cîteva ori în succesiuni strînse sau suprapuse, ceea ce sugerează existența unui substrat comun din care cîte o fracțiune este mobilizată ca răspuns la fiecare excitație.

Stimularea celulelor la intervale mai mari decît 10 s asigură o stabilitate relativă a amplitudinii fasciculelor luminoase emise; stimulările mai frecvente duc la un fenomen de „oboseală” caracterizat mai degrabă prin micșorarea amplitudinii decît prin variația timpului, ceea ce indică o epuizare a substratului, în timp ce capacitatea enzimatică rămîne neschimbată.

Mecanismul biochimic al luminescenței. Revine lui Rafael Du Bois (1885) meritul de a fi identificat, la moluștele Pholade și la insectele Pyrophore două proteine, care ar fi absolut necesare emisie de lumină și pe care le-a numit *luciferină* și *luciferază*. Luciferaza ar cataliza în mod specific oxidarea luciferinei și aceasta emite lumină.

Luciferaza, proteină bogată în grupări sulfhidrilice, pare a fi aceeași pentru toate speciile animale; luciferina poate să difere după specie, de unde emisia de lumină colorată diferit chiar la specii înrudite.

În general, *reacția bioluminescentă* este o activitate de oxidoreducere ferment-substrat, a cărei viteză depinde de concentrația fermentului, cu condiția ca și concentrația substratului să nu fie limitată. De asemenea, viteza reacției depinde după cum luciferina și luciferaza sînt unite cu O_2 separat (reacția este mai înceată), sau deodată în amestec (acum este mai rapidă).

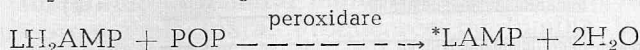
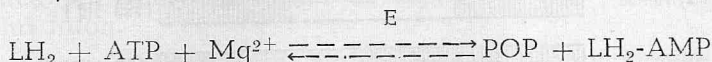
Luciferaza poate fi adusă în stare de excitare cu ajutorul energiei de oxidare a luciferinei. Reîntorcîndu-se la starea neexcitată, luciferaza cedează această energie sub forma de lumină. Această concluzie se bazează pe următoarea experiență: s-a amestecat luciferină de la un licurici, care produce o lumină verzuie, cu luciferază de la un licurici care emite lumină gălbuie și s-a constatat că lumina emisă de către amestec este gălbuie. Această observație, care la prima vedere pare să indice în mod evident că luciferaza este adevărata emițătoare de lumină, este astăzi altfel interpretată: avînd în vedere faptul că ATP-ul este indispensabil pentru ca reacția bioluminescentă să se producă, se poate presupune că în experiența de mai sus s-a lucrat cu extracte nepurificate de luciferină și luciferază; în acest caz, luciferina care a fost adăugată la luciferază a servit nu ca un substrat ci ca sursă de ATP și deci, pentru producerea bioluminescenței a fost suficient numai ATP-ul.

Sursa de energie. Materialul energetic care întreține activitatea luminescentă a celulelor animale este reprezentat de către ATP, lucru dovedit și de faptul că în reacțiile bioluminescente se eliberează fosfor.

Participarea ATP-ului la emisia de lumină leagă metabolismul glucidic al metaboliților furnizori de energie cu bioluminescența, dar înțelegerea exactă a celor două procese nu este cunoscută.

Secvența reacțiilor de bioluminescență a licuricilor s-ar desfășura după următorul mecanism: luciferina în prezența magneziului (LH_2 ,

Mg^{2+}) și ATP-ul reacționează împreună, sub influența luciferazei (E), formînd luciferil-adenilatul (LH_2 -AMP) și pirofosfatul (POP); LH_2 -AMP este luciferina activă; prin oxidare (*LAMP), ea emite lumină și se convertește în oxiluciferil-adenilat (LAMP). Aceasta se leagă de luciferază într-o configurație stabilă care exclude producerea luminii pe mai departe:



În sistemul fotogen al licuriciului, atât LH_2 cît și ATP-ul sînt reactivi limitanți, deoarece lumina totală emisă variază strîns cu concentrația lor (fig. 173).

Mecanismul emisiei de lumină. Se consideră că energia din ATP este utilizată de către luciferaza, care excită luciferina după tipul „excitației singletice”: pe seama energiei furnizată de ATP, în molecula de luciferină, unii electroni sînt ridicați de pe orbite mai joase, stabile, pe orbite superioare, instabile; prin revenirea acestor electroni de mare energie la orbitele originale, energia înmagazinată în prima fază este restituită sub forma de lumină, iar luciferina revine la stadiul inițial.

Se produce deci un proces energetic invers celui fotosintetic în cursul căruia energia radiantă-luminoasă (de sursă solară) este transformată în molecula de glucoză a plantelor — energie chimică. În celula animală specializată — fotocitul — energia chimică a glucozei transferată în ATP, sub forma legăturilor fosfatice macroergice, este eliberată sub forma de fotoni de lumină prin mecanismul specific: luciferază-luciferină.

Nu putem spune însă că ar exista o reversibilitate completă a celor două mecanisme energetice, deoarece există o deosebire mare între lumina solară și lumina animală.

Lumina animală este o lumină vie, o lumină rece care nu conține radiații roșii sau infraroșii (fig. 174). Cel mai adesea, lumina este

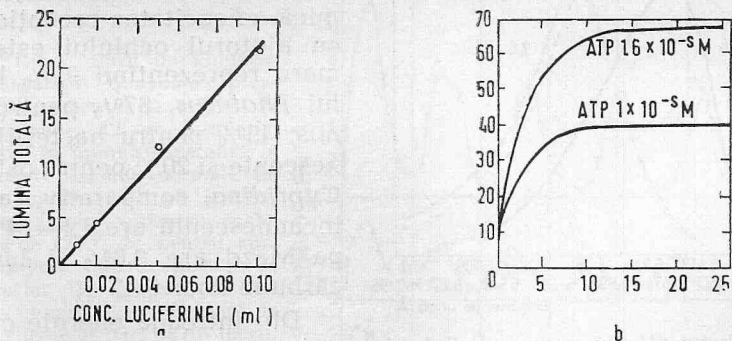


Fig. 173. Raportul dintre concentrația luciferinei și timpul total de iluminare (a):

b — acțiunea ATP-ului asupra timpului de iluminare.

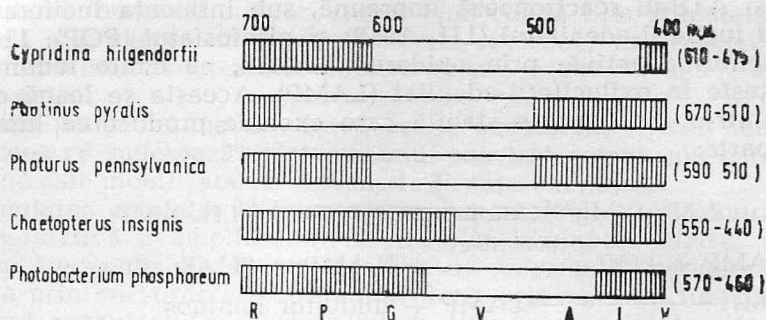


Fig. 174. Spectrul luminii animale (zonele albe).

albastră sau verde, la speciile acvatice marine și galbenă-verzuie (uneori aproape roșie) la speciile terestre (licurici); la *Noctiluca miliaris*, este verde-albăstruie; la crustacei și insecte este tot verde-albăstruie; la cefalopode și la pești poate fi diferit colorată de la un moment la altul: aproape albă, verzuie sau albăstruie; la peștele *Mauroliscus*, Mangold a putut observa o schimbare vie a culorii: albă, galben-verzuie, verde-albăstruie sau albastră; uneori a fost chiar rubinie. Schimbarea aceasta a culorii luminii s-a explicat fie prin schimbarea stratului celular ce reflectă lumina, fie mai ales prin schimbarea cromatoforilor în epiteliul tegumentar ce acoperă organul fotogen; modificarea pH-ului mediului poate determina schimbarea culorii (fig. 175).

Intensitatea luminii produse este foarte slabă: la licuriciul *Photinus* ea este echivalentul a 0,0025 la 0,021 lumânări. Exprimată în unități de energie, intensitatea luminescentă a câtorva animale este:

- Radiolari 0,06—0,05 $\times 10^{-9}$
- *Noctiluca* 0,03—0,16 $\times 10^{-10}$
- *Penatula* 0,80—7,00 $\times 10^{-10}$
- Meduze, Ctenofore, *Pyrosoma* până la 1×10^{-5}
- *Myctophum* (pește lanternă) 1×10^{-8}

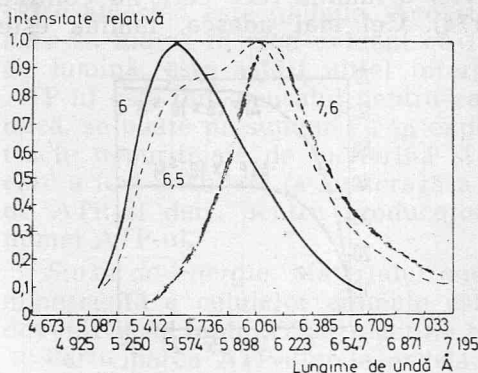


Fig. 175. Efectul pH-ului asupra culorii, luminii, „in vitro”, a unui mojarat de organe luminescente, la *Photinus pyralis*; la pH 7,6 are aceeași culoare ca și la animalele vii.

Independent de faptul că intensitatea luminescenței este mică, eficacitatea recepționării ei cu ajutorul ochiului este foarte mare reprezentând 95% în cazul lui *Photurus*, 87% pentru *Photinus*, 45% pentru bacteriile luminescente și 20% pentru ostracodul *Cypridina*; comparativ, lampa de incandescență are 12—14%, lampa Mazda are 2,8% și lampa cu cărbune doar 0,42%.

Din întreaga energie cheltuită acum, aproximativ 80—97% este transformată în lumină: prin aceasta se realizează o economie

energetică enormă. În producerea de lumină artificială — de lumină electrică de exemplu, numai circa 40% din energia cheltuită este transformată în lumină; restul, mai ales, în căldură.

Randamentul cuantic al reacției, în raport cu exemplele clasice ale chimioluminescenței, este remarcabil de ridicat, aproape de unitate; adică la fiecare moleculă de luciferină implicată corespunde emisia unui foton.

Integrarea sistemului bioluminescent. *Organele luminoase* (fotogene) sînt organe efectoare. Producerea de lumină în ele nu începe decît dacă au fost excitate.

La peștele *Photoblepharon*, organele luminescente — așezate în apropierea ochilor — produc aproape în mod neîntrerupt lumina, dar ea nu este proiectată în apă decît în mod intermitent, datorită prezenței unei cute tegumentare — un fel de pleoapă — care poate acoperi organele luminoase.

La peștele *Anomalos*, un sistem asemănător (cu pleoape) face ca tot la 10 secunde fasciculul luminos să se întrerupă pentru 5 secunde.

Ochii de Photoblepharon cu organele luminoase, izolați din corp, mai pot lumina ore întregi și chiar o noapte întreagă.

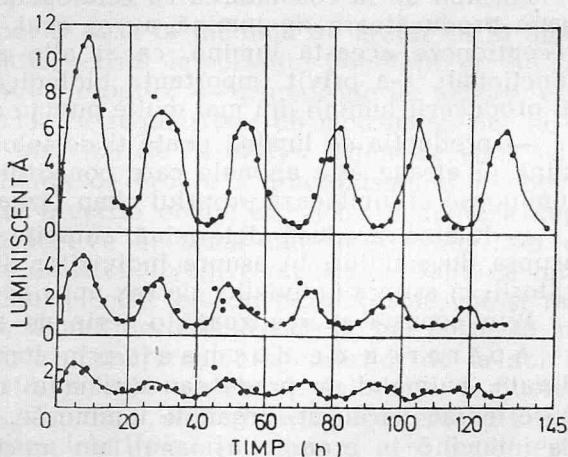
La licurici emisiunile luminoase sînt intermitente. De asemenea, se poate vorbi despre un ritm circadian al bioluminescenței (fig. 176).

Ca și la celelalte organe efectoare, organele luminoase răspund la excitațiile ce vin pe calea nervoasă sau humorală. Calea a doua — cea humorală — este mai puțin cunoscută și studiată; injectarea de adrenalină la peștele *Psichtys* determină întotdeauna intrarea în activitate a organelor luminoase.

Impulsurile luminoase ce vin la organele luminoase își au originea în centrii nervoși, la care vin excitațiile culese de exteroreceptori.

Dacă se decapitează un licurici, capacitatea lui fotogenă dispare; dacă se excită acum direct organele luminoase, ele produc lumină,

Fig. 176. Ritm diurn de luminescență la flagelatul *Gonyaulax polyedra*. Celule crescute în regim de 12 ore lumină — 12 ore întuneric, sînt plasate în lumină constantă la sfîrșitul unei perioade normale de iluminare (punctul 0 pe grafic). Intensitatea luminii: pentru curba de sus este de 120 f-c; pentru curba din mijloc este de 320 f-c; pentru curba de jos este de 680 f-c (f-c—luminare la distanță de un pas, echivalent cu 10,76 lucși).



ceea ce dovedește că centrul nervos care recepționează excitațiile și comandă actul reflex de producere a luminii se află în regiunea cefalică.

Excitanții ce declanșează producerea de lumină sînt foarte diferiți; în majoritatea lor sînt excitanți mecanici.

Vîntul și curenții de apă nu prea puternici, precum și picăturile de ploaie, prin acțiunea lor mecanică la suprafața apei, declanșează fenomenul de luminescență a mărilor, descris ca fiind extrem de frumos în M. Nordului în apropierea coastelor daneze, dar și în M. Neagră și mările tropicale. Acum, într-un cîmp luminos (ca și „calea laptelui” în nopțile senine de august) apar forme globuloase — meduzele producătoare de lumină — și mii de steluțe-noctilucile de la suprafața apei.

De asemenea, mișcarea delfinilor, a pinguinilor, mișcarea vîselor și ochiurile plasei de pescuit, ca și vapoarele care înpumează apa în urma lor, toate pot provoca fenomenul de luminescență a mărilor.

Pentru animalele producătoare de lumină, care trăiesc în regiunile abisale, excitanții cei mai frecvenți sînt șocurile mecanice provocate prin deplasarea în apă a celorlalte animale. După unii cercetători, chiar căldura iradiată în apă de corpul animalelor ar fi recepționată de către unele cefalopode și pești și ar declanșa mecanismul producător de lumină.

În afara acestor factori extrinseci, trebuie să mai amintim și schimbările din activitatea glandelor secretoare — mai ales a celor endocrine.

Semnificația biologică a fenomenului de biofotogeneză este puțin lămurită, în general.

Dintre animalele producătoare de lumină numai cîteva sînt terestre-aeriene; în marea lor majoritate sînt acvatice-marine (în apele dulci s-a descris pînă acum doar o singură specie fotogenă — este vorba de *Latia neritoides* din Noua Zeelandă, care elimină în apă o secreție luminescentă gălbuie); în apa mărilor ele trăiesc atît la suprafață, cît și în abisurile în care lumina solară nu pătrunde.

Pornind de la constatarea că cefalopodele și peștii purtători de organe producătoare de lumină au și ochi bine dezvoltati, capabili să recepționeze această lumină, ca și alte animale abisale ce au ochi funcționali, s-a privit importanța biologică a mecanismului fiziologic al producerii luminii din mai multe puncte de vedere:

— producția de lumină poate fi de folos animalului însuși: prin lumină el atrage alte animale care constituie hrana sa; prin fasciculele luminoase ei luminează propriul cîmp vizual;

— lumina produsă determină anumite reacții la alte animale: a) asupra dușmanilor; b) asupra indivizilor din aceeași specie cu producătorii; c) asupra indivizilor de sex opus ai aceleiași specii.

Prin aceasta se realizează o serie de acte biologice importante:

Apărarea de dușmani; prin luminarea bruscă și de scurtă durată, animalul de pradă sau dușmanul ce-l urmărește, este „orbit”, dezorientat, paralizat; organele luminoase, la unele specii, se pot mișca inducînd în eroare dușmanul; un mucus luminos eliminat în apă

— un nou raș de scînteii ca la *Pholas* — sau luminescența secreției produse, induce în eroare pe urmăritori (ca și cerneala sepiei); unele animale își pot lepăda unele din segmentele corpului cu organe fotogene ce continuă să lumineze din plin și ele se ascund în întuneric: așa este cazul speciilor *Polynoe* și *Acholoe*, care-și pot lepăda elitrele luminoase în „gura” dușmanului; tot așa unele ophiuride își pot lepăda brațe întregi luminescente, care pot induce în eroare urmăritorii.

Formarea de cîrduri, este posibilă datorită faptului că indivizii din aceeași specie au același „desen luminos” după care se recunosc între ei (fig. 177).

Găsirea sexelor atît la gîndacii luminescenți, cît și la animalele acvatice din abisuri. Fiecare specie posedă un ansamblu semnal-răspuns caracteristic.

La licurici, se știe că femela apteră din iarbă, își face cunoscută prezența masculului zburător, prin emiterea de lumină. La licuriciul american *Photinus pylaris* s-a putut observa chiar un cod de semnalizare luminoasă. La acesta, masculul care zboară, emite la intervale de 4—7 secunde cîte un fascicul luminos: femela care se găsește în iarbă, răspunde la aceste semnale luminoase cu o întîrziere de circa 2 secunde, printr-un semnal luminos punctiform (de scurtă durată). După acest semn punctiform la 2 secunde, masculul o recunoaște și o deosebește de un mascul din altă specie.

În 1937, Buck a făcut o experiență interesantă; el a prins un mascul pe care l-a închis într-un dispozitiv special, în care-l putea excita. Seara stînd pe iarbă, la două secunde după ce masculul liber dădea semnale cunoscute, a excitat masculul captiv, care a emis un fascicul luminos scurt. La acest semnal, masculul liber s-a apropiat și s-a așezat chiar pe mîna experimentatorului.

Studii recente care nu pot fi puse la îndoială au arătat că în unele regiuni ale sud-estului asiatic, există importante populații de luciole — cele mai adesea din genul *Pteroptyx* — grupate pe un arbore, care emit scînteierile lor nu numai cu regularitate de metronom, dar și cu o riguroasă simultaneitate. Indivizii de *Pteroptyx malacca* emit scînteieri în ritmul de 1/s și limita de eroare a sincronismului nu depășește 3 milisecunde. Această precizie obligă să se emită ipoteza după care licuricii populației respective ar urma indicațiile unui „șef de orchestră”. Din măsurătorile electrofiziologice rezultă, de fapt, că între un stimul vizual sau un stimul electric aplicat pe lanțul nervos și răspunsul luminos al lanternei, timpul de latență este de cel puțin 40 milisecunde. În afară de aceasta, numărarea înregistrărilor de la doi licurici sincroni arată că există, în limite strînse de toleranțe, o ajustare constantă a sincronismului. Animalul în întîrziere accelerează ritmul emisiunilor sale pe mai multe cicluri pînă ia avans și apoi încetinește.

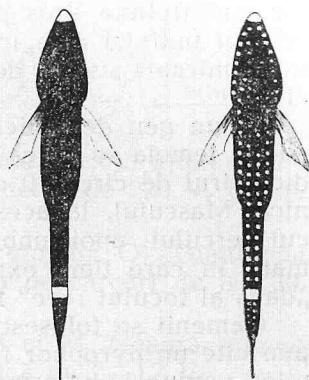


Fig. 177. Modelul luminos realizat în urma excitării sistemului de organe luminescente, comparativ cu martorul.

Nu mai trebuie spus că din momentul în care contactul vizual între cei doi indivizi este întrerupt, sincronismul se deteriorează. Iată deci un admirabil sistem de comunicare luminoasă, cu reglare foarte precisă.

La un gen de polichete — la *Odontosyllis* în perioada de împerechere, femela se ridică la suprafața apei și descrie aici niște cercuri cu diametrul de circa 10 cm; în tot acest timp are o luminescență puternică. Masculul, la aceste semnale, înoată spre suprafață, spre mijlocul cercului; apoi ambii parteneri înoată în cercuri din ce în ce mai mari, în care timp expulzează elemente sexuale, în apă. După acest „dans al focului rece” femela niciodată nu mai produce lumină.

Oamenii se folosesc de lumina animală: a) indigenii din Mexic își pun câte un pyrophor la vârful piciorului pentru a se apăra contra șerpilor veninoși; b) organele luminoase de *Photoblepharon* sînt folosite la pescuitul de noapte de către locuitorii arhipelagului malaez; c) femeile mexicane le folosesc pentru înfrumusețare — își pun pyrophori în păr.

3.4. BIOELECTROGENEZA

Existența peștilor electrice este cunoscută din antichitate: romanii utilizau deja, se spune, descărcările torpilei pentru a trata bolile nervoase printr-un fel de electroșoc. Numai în secolul XVIII, descărcările produse de către unele animale au fost identificate cu acelea ale curentului electric — în special Volta compara cît se poate de just organele electrice ale torpilei cu pila sa electrochimică.

În clasa peștilor, există un număr de 300 specii capabile să producă „descărcări” electrice, a căror forță și durată este foarte variabilă de la o specie la alta (fig. 178).

Gymnotus electricus din fluviile Americii de Sud, ajunge pînă la 2 m lungime și produce o descărcare medie de 330 V (uneori pînă la 800 V).

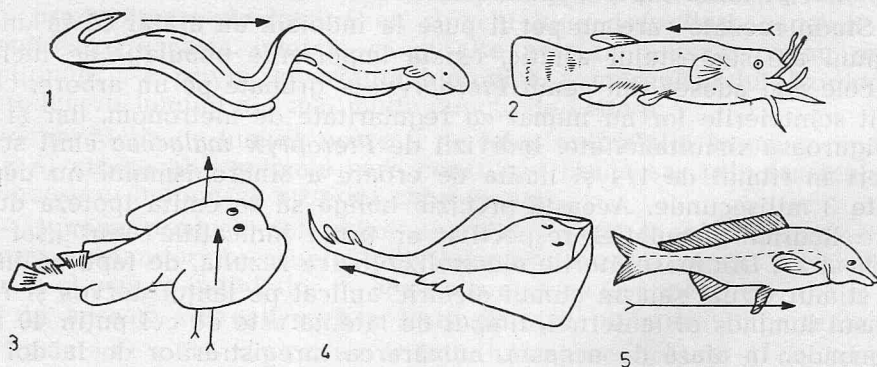


Fig. 178. Cîteva specii de pești electrice, în ordinea descrescătoare a tensiunii descărcate: 1 — *Gymnotus electricus*; 2 — *Malapterurus electricus*; 3 — *Torpedo occidentalis*; 4 — *Raja clavata*; 5 — *Mormyrus niloticus*. Săgețile arată sensul curentului electric în corp.

Fig. 179. Descărcarea provocată prin lovire, la *M. electricus*; impulsuri cu două maxime.



Malapterurus electricus din fluviile centrale ale Africii, ajunge pînă la 60 cm lungime și are o descărcare electrică medie de 220 V, dar la indivizii de talie mai mare se ajunge la 400 V.

Torpedo occidentalis, *T. ocellata*, *T. marmorata* din O. Atlantic și M. Mediterană, de mărimi pînă la 1,1/2 m, dau descărcări de 80, 30, respectiv 50 V.

Raja clavata din O. Atlantic, M. Mediterană și M. Neagră ajunge pînă la 1 m lungime, avînd o descărcare electrică de 8—12 V.

Mormyrus niloticus din Nil, de mărimea unei anguile dă descărcări de 20—50 V.

Se mai găsesc pești electrici și în mările Japoniei.

În afară de pești și alte animale mai pot produce curent electric. Astfel, gasteropodul *Dandebachia*, din Asia Mică, produce descărcări slabe dar foarte dese, care obligă pasărea ce l-a apucat să-l lase din cioc. Se mai cunoaște și un vierme care poate produce slabe descărcări electrice.

O descărcare naturală reprezintă în realitate mai multe impulsuri strict monofazice, care au fost numite *unde de descărcare* — toate asemănătoare în aceeași descărcare (fig. 179); ele sînt precedate la *Gymnotus*, de una sau mai multe „unde mici”, iar la *Torpedo* sînt urmate de una sau de mai multe astfel de „unde mici”; la *Raja*, aspectul acestora este cu totul particular.

Durata descărcării și formele undelor de descărcare prezintă variațiuni de la o specie la alta, și, la aceeași specie, după starea fiziologică sau după condițiile mediului exterior.

Caracterizarea cantitativă a descărcării necesită, pe lîngă stabilirea tensiunii la extremitățile organului producător, și determinarea altor parametri, cum ar fi: intensitatea, energia și valoarea forței electromotrice interne, care este cauza primară a tuturor acestor manifestări electrice.

La nivel celular, „descărcarea” electrică nu reprezintă decît o manifestare cu totul specifică a unei proprietăți fundamentale și universale în materia vie: electrogeneza celulară.

Planul de organizare al organelor electrogene. Unitatea fundamentală a țesutului electrogen este *electroplaca*, formațiune sincizială, în general, mult turtită. Dispoziția electroplăcilor în organul electric nu este întîmplătoare: sînt dispuse una după alta, în șiruri, toate avînd aceeași orientare. În momentul activității, ele capătă o bipolaritate electrică definită, legată de structura lor, în așa fel încît realizează un montaj „în serie” de forțe electromotrice instantanee (fig. 180). Bipolaritatea electrică a lor este exprimată prin aceea că, în momentul activității, una dintre fețe, întotdeauna aceeași, capătă în mod trecător un potențial mai ridicat decît cealaltă: se spune că devine *pozitivă* în opoziție cu cealaltă care devine *negativă*. În conformitate cu „regula

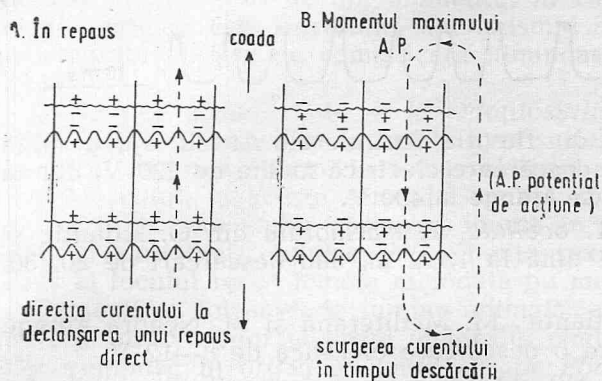


Fig. 180. Mecanismul biofizic al descărcării electroplăcilor; linia puternic ondulată reprezintă fața inervată.

crețită, care la rândul lui poate prezenta varianta A și R la care fața netedă este inervată, deci negativă și varianta Mo și Ma la care fața cutată este inervată, deci negativă (fig. 181).

Fiecare electroplacă este prinsă într-o teacă de țesut conjunctiv, a cărui grosime este redusă, ceea ce face ca derivațiile la interiorul organului, când toate electroplăcile sînt active în mod simultan, să fie neglijabile. Datorită acestei dispoziții, exteriorizarea descărcării nu reclamă deci nici un mecanism fiziologic particular: ea nu este

decît expresia geometrică a legii fizice care impune forma distribuției curentului în spațiul înconjurător.

Spațiul dintre electroplăci — numit și spațiu interlamelar — este umplut cu o substanță semifluidă sau gelatinoasă, în care sînt celulele de susținere, *celulele satelite* și unde se termină ramificațiile nervoase sau unde pătrunde rețeaua de capilare.

Ceea ce trebuie de asemenea, de notat este și faptul că țesutul electrogen nu cuprinde nici un element receptor, așa cum este cazul la mușchi.

În cuprinsul organelor electrice, sistemele elementare sînt dispuse în coloane îngrămădite, constituind așa-numitele „prisme”; la

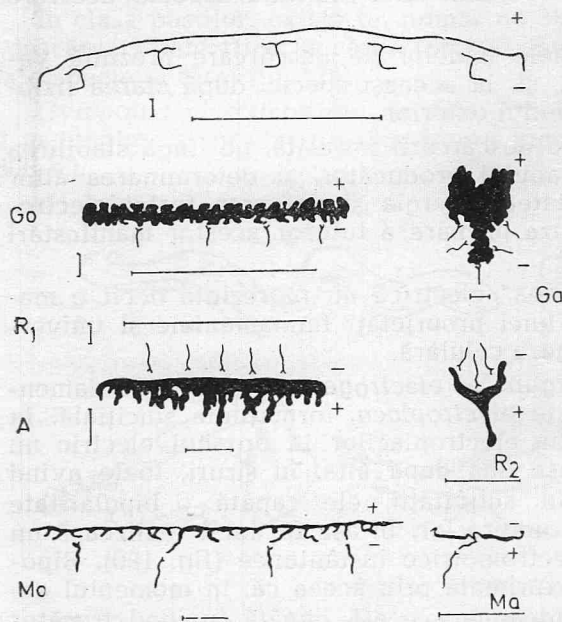


Fig. 181. Reprezentarea schematică a celor trei tipuri de electroplăci.

Electrophorus electricus există 6000 la 10000 de electroplăci, în fiecare dintre cele 70 de prisme care intră în structura fiecăruia dintre cele două organe electrice; la *Torpedo nobiliana* există 1000 de electroplăci în fiecare dintre cele 2000 de prisme ale fiecărui organ electric.

Joncțiunea nerv-electroplacă, deși prezintă o mare varietate de structuri, atunci când se compară diferitele specii între ele, totuși are un plan general unitar, comparabil cu acela al untrastructurii joncțiunii neuro-musculare. Membrana inervată a electroplăcii este compusă din sinapse distanțate unele de altele cu 5—30 microni. Între sinapse, membrana este conducătoare și se comportă ca aceea a unei fibre nervoase sau a unei fibre musculare.

Bazele biochimice ale electrogenezei. Din punct de vedere biochimic, țesutul electrogen prezintă câteva trăsături caracteristice, dintre care amintim pe cele mai semnificative. O proporție mare de apă (90—92%); concentrație mai ridicată de K^+ și mai coborâtă de Na^+ decât în mediul sanguin (exprimată în milimoli/kg de H_2O , la *Electrophorus* K^+ intracelular este de 170—190 față de 4,75 în mediul extracelular iar la *Raja* 40 față de 3—5); fosforul, pe lângă forma de anion-fosfat, este prezent și sub forma celor două combinații organice macroergice: creatinfosfatul (2 mg de P_2O_5 /g corespunzător fosfagenului la *Electrophorus*) și adenzotrifosfatul (0,2—0,4 mg de P_2O_5 /g). Semnificativă este prezența acetilcolinei, în concentrație destul de însemnată la *Torpedo* (40—100 micrograme/g) și mai scăzută la *Electrophorus* (3—6 micrograme/g). De asemenea, țesutul electrogen conține și o cantitate însemnată de acetilcolinesterază specifică (1‰ din greutatea proaspătă), precum și colinacetilaza.

Metabolismul organelor electrogene. Mecanismul care asigură funcționarea specifică a coloanei de electroplăci — cum mai poate fi definit un organ electric — implică intensificarea a trei grupe de activități: 1) metabolismul oxidativ, 2) acela al compușilor organici fosforați în raporturile lor strânse cu glicogenoliza și 3) metabolismul acetilcolinei, ceea ce indică o similitudine remarcabilă între electroplacă și elementele conducătoare (nervoase și musculare), în general. Totuși, cum electroplaca este formată din două membrane distincte, atât din punct de vedere morfologic cât și funcțional, interpretarea anumitor rezultate rămâne foarte dificilă.

Necesitatea prezenței oxigenului pentru o funcționare normală a electroplăcii a fost demonstrată prin măsurarea concentrației celulare în Na^+ și K^+ în condiții de anoxie, la electroplăci de *Electrophorus electricus* in vitro. În aceste condiții Na^+ crește, iar K^+ scade; valorile obținute pot atinge chiar valorile din mediul extracelular. Odată cu aceasta, se schimbă și amplitudinea potențialului de acțiune; într-un mediu extracelular proaspăt preparat dar neoxigenat, valoarea potențialului de acțiune al unei electroplăci avea 118 mV; după oxigenarea mediului, valoarea lui se ridică în decursul a 20 minute la 130 mV; reamintim că în lipsa oxigenului s-a putut produce atât o perturbare a distribuției ionilor între mediile intra- și extracelular, cât și o influențare directă a mecanismului generator al potențialului de acțiune.

Cinetica compușilor fosforați — în special a ATP — și mai ales rolul sistemului colinacetilază-acetilcolină-acetilcolinesterază în funcționarea

electroplăcii, se presupune același ca și în cazul celulelor nervoase și musculare, fără a se putea preciza însă intimitatea fenomenelor.

Aspecte funcționale ale organelor electrogene. Descărcarea organelor electrice, la nivelul sistemului elementar, *descărcarea electroplăcii* nu poate fi considerată decât ca o manifestare specifică a unei activități celulare de bază: *electrogeneza celulară*, prezentă în mod manifest mai ales în celula nervoasă și celula musculară, fără însă a lipsi în celelalte celule (secretoare, vizuale etc.).

Mecanismul producerii de electricitate în electroplacă nu a fost decât foarte puțin cercetat. Din această cauză, pentru a putea fi explicat și înțeles, trebuie să se facă apel la cercetările privind originea potențialelor de acțiune din nerv sau mușchi, preocupare de bază a fiziologiei contemporane.

Proprietăți biofizice ale țesutului electrogen. Descărcarea este, în primul rând, un fenomen fizic, care ia naștere și-și manifestă efectele sale într-o structură specializată, țesutul electrogen, caracterizată printr-o conductibilitate electrică și o valoare a forței *electromotrice*, între care există o relație analoagă cu aceea din fibrele nervoase (axonii) gigante de cefalopode.

Un aspect important al acestor relații este că descărcarea se însoțește de o creștere a conductibilității țesutului generator. În repaus, cele două fețe ale electroplăcii au o rezistență transversală diferită: fața inervată are $10 \text{ Ohmi} \times 2 \text{ cm}^2$, iar fața neinervată are numai $0,23 \text{ Ohmi} \times \text{cm}^2$, ceea ce face ca rezistența transversală să fie determinată deci de fața nervoasă. Aceasta din urmă se mai caracterizează și prin o anizotropie de conductibilitate foarte marcată. În timpul activității, anizotropia descrește pînă la a dispărea, iar rezistența transversală diminuează, în timp ce conductibilitatea crește în momentul descărcării; toate aceste modificări se petrec în special la nivelul feței inervate (v. fig. 180).

Proprietăți elementare ale descărcării. Primele imagini grafice ale descărcării electroplăcilor izolate au fost obținute în 1953 și 1954. Lucrînd asupra organului lui Sachs la *Electrophorus*, unul

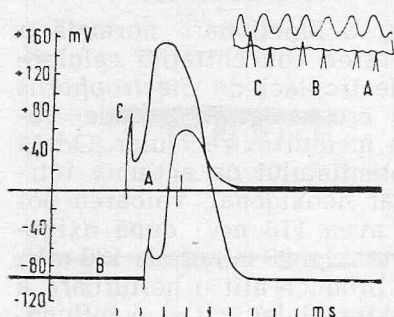


Fig. 182. Modelul experimental ce asigură recoltarea potențialelor electrice în trei poziții determinate.

dintre microelectrozii utilizați a fost fixat în vecinătatea imediată a feței posterioare (nervoase) a electroplăcii, iar celălalt a fost înfipt în mod gradat, așa cum este reprezentat în figura 182; graficele A, B, C corespund la trei poziții ale microelectrozilor. În A, ambii electrozi se sprijină pe suprafața nervoasă a electroplăcii și curba corespunzătoare înregistrată nu este decât un artefact al stimulării. În B, apare răspunsul feței inervate, încadrată de cei doi electrozi. În C, este răspunsul cînd al doilea electrod a pătruns pînă la exteriorul feței anterioare (neinervată); faptul că nu se produce nici

o modificare în aspectul curbei, față de B, este interpretat că fața anterioară nu modifică potențialul de acțiune.

La *Mormyrus* și la peștii electricei africani ai aceleiași familii, mecanismul este mai complicat dar electroplăcile au comun două calități importante: ele pot să furnizeze un răspuns direct fără întârziere sensibilă, la stimulările electrice și, potențialul de membrană a celor două fețe se poate inversa producând un „spike”. Deci în ambele familii de pești dulcicoli, membrana electroplăcii se poate considera ca o membrană de mușchi striat, natural foarte modificată, dar o membrană direct excitabilă electric. Electroplăcile tuturor peștilor electricei marini trebuie privite ca enorme joncțiuni neuro-musculare. Astfel potențialul de membrană a feței inervate în momentul descărcării se apropie de zero, sau poate să se inerveze numai cu câțiva milivolți și nu se poate obține un răspuns fără ca să existe o întârziere. În fiecare caz membrana este excitabilă din punct de vedere chimic dar nu electric și aceasta grație acetilcolinei eliberată de către nerv.

Fie că potențialul de membrană se inversează sau nu, fața inervată a plăcii devine negativă în raport cu fața neinervată.

Durata descărcării electroplăcii la *Electrophorus* este de 1,2—1,5 ms, la temperatura de 26°C, pentru organul principal, și de 2,1—3,7 ms pentru elementele fasciculului Sachs. La *Raja clavata*, în explorare intracelulară, s-au găsit valori în jur de 40 ms și chiar mai mari. Trebuie să mai subliniem asimetria undei de descărcare, cu o fază descendentă mult mai lungă; apoi *amplitudinea* sa, care nu depășește niciodată potențialul de repaus; în sfârșit, descărcarea electroplăcii scapă legii „tot sau nimic”.

Utilizarea metodelor de explorare intracelulară a permis elucidarea și a unei alte probleme: *potențialul de repaus*. Urmărind figura 182 se constată că odată cu trecerea de la momentul experimental A la B, are loc o coborâre a liniei de bază la — 80 mV; iar la momentul C, odată cu trecerea electroduului dincolo de fața anterioară (neinervată) — deci când ambii electrozi se află la suprafața electroplăcii — linia de bază își revine la zero. Reiese că și electroplaca, ca și celula nervoasă ori fibra musculară, prezintă un potențial constant transmembranar — un potențial de repaus — interiorul fiind negativ față de exterior. În tabelul 6 dăm câteva valori ale acestui potențial.

Tabelul 6

Potențialele bioelectrice în electroplacă și fibra musculară :

Electroplacă de la	Potențial de repaus mV	Potențial de acțiune mV
<i>Electrophorus</i> :		
— organ principal	86	150
— organul Sachs	73	126
<i>Torpedo</i>	45—70	115
<i>Raja</i>	65	60
Fibră musculară striată (broască)	90	125

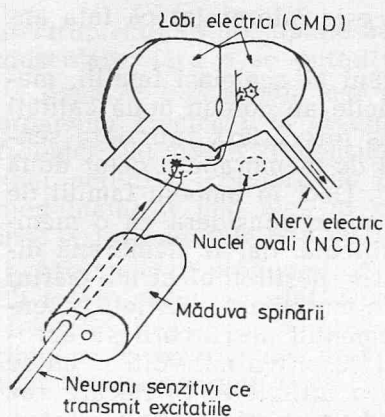


Fig. 183. Schema de organizare a mecanismului nervos al descărcării.

Schema mecanismului fizic al acestor fenomene poate fi reprezentată ca în figura 182, din care se vede cu multă claritate că singura particularitate care, din acest punct de vedere, deosebește în mod real activitatea electrică a unei electroplăci de aceea a unui element nervos sau muscular, este faptul că această activitate rămîne localizată la una din cele două fețe, deci că ea nu se răspîndește prin conducere în afara regiunilor inervate. Acest lucru este cu atît mai surprinzător, cu cît există o simetrie perfectă în ceea ce privește polarizația de repaus.

În ceea ce privește mecanismul fizico-chimic al descărcării, teoriile propuse pentru electroplacă nu se deosebesc de acelea privind electrogeneza nervoasă sau musculară, care admit o creștere a permeabilității ionice a membranelor, ceea ce la nivelul electroplăcii se traduce prin o creștere a conductibilității electrice a feței nervoase.

Integrarea bioelectrogenezei. Organele electrice sînt organe efectoare ale unui sistem funcțional reflex, cu comandă nervoasă și humorală. *Comanda nervoasă a descărcării* se face în mod analog la toți peștii electrice. Să luăm torpila ca exemplu. Lobii electrice constituie *centrul motor al descărcării-CMD*; dar ei nu fac decît să transmită organelor electrice ordinele primite de la un centru superior așezat de asemenea în bulb și care se numește *nucleul de comandă al descărcării-NCD* (fig. 183). Cercetările anatomo-fiziologice au arătat că NCD este constituit de către doi nucleii ovali care, la *Torpedo*, cuprind corpuri celulare giganti (300 micrometri pe 20—30 micrometri) a 60 neuroni (aproximativ). La *Mormirus* numărul corpurilor celulare este cu mult mai mic, de ordinul unei duzini numai. Acești nucleii ovali primesc informațiile senzoriale ce provin de la receptorii periferici, vizuali, mecanici și mai ales electrice. Dacă se pensează pielea unei torpile de exemplu, stimulii care ating nucleii ovali provoacă din partea neuronilor acestora din urmă emisiunea influxului nervos care, prin intermediul CMD, declanșează funcționarea organelor electrice (fig. 183).

În timp ce CMD nu joacă decît un rol intermediar și transmite ordinele primite de la NCD, acesta din urmă intervine în sincronizarea și ritmarea funcționării organelor electrice. Sincronizarea descărcării diverselor elemente ale organelor electrice este asigurată grație comandării lor de către un număr mic de celule motoare (de la 12 la 400, cum s-a văzut). Această sincronizare este foarte importantă în asigurarea unui randament bun din partea organului electric. În afară de aceasta, NCD ritmează descărcarea grație unui mecanism de autoritimitate care s-a putut pune în evidență cu ajutorul unor microelectrozi pe un NCD izolat de restul encefalului.

Studiindu-se împrejurările în care au loc descărcările organului electric la *Malapterurus electricus* și felul acestora s-au constatat următoarele:

- *M. electricus* se descarcă în salve de impulsuri monofazice; durata fiecărui impuls depinde de temperatură — pentru 28°C este de 1,3 ms; tensiunile maxime măsurate (pentru indivizi de 4,5—60 cm) sînt de 25—182 V;

- salvele descărcărilor încep cu frecvență mare — cam de 450 Hz la temperatura de 28°C — apoi scade uniform pînă la sfîrșitul salvei; la o nouă excitație, crește din nou;

- animalul emite salve „de apărare” la excitații mecanice și salve „de capturare a prăzii” — capturarea peștilor cu care se hrănește; salvele de apărare cuprind 3—67 impulsuri iar salvele de capturare cuprind 14—562 impulsuri;

- salvele de capturare a prăzii încep cu apucarea acesteia și se termină cu înghițirea ei;

- salvele de capturare sînt declanșate mai ales de către excitațiile gustative recepționate de toată suprafața corpului. Dacă se denervează receptorii din regiunea codală, atunci descărcarea lipsește în condițiile în care această regiune este excitată gustativ;

- dacă se produc mișcări ale apei la o distanță mică de capul animalului, se declanșează activitatea de descărcare și comportamentul de capturare a hranei;

- eliminarea simțului olfactiv și vizual nu influențează activitatea de descărcare și comportamentul de capturare a prăzii;

- *M. electricus* reacționează foarte sensibil dacă este dresat la excitanți electrici artificiali.

Electrorecepția și electrolocația au fost discutate la capitolul despre analizori.

Partea a II-a

MECANISMELE FUNCȚIONALE ALE NUTRIȚIEI

4.

MECANISMELE CIRCULAȚIEI

Sistemul circulator participă, cu pondere însemnată, la realizarea a două sarcini importante pentru economia organismului animal pluricelular: a) la integrarea internă a acestuia, asigurând un dialog permanent între diferitele lui sectoare prin mesageri chimici nespecfici (produși de catabolism) și specifici (diferiți hormoni); b) la asigurarea schimbului permanent de apă, substanțe solvate și gaze respiratoare, între mediul extern și mediul intracelular, în ambele sensuri ale acestuia.

Cele două componente de bază ale sistemului circulator — lichidul circulant și aparatul cardio-vascular — au apărut destul de devreme în seria animală, chiar la formele pluricelulare primitive, sub forma hidrolimfei și a sistemului de canalicule ce se întâlnesc chiar de la spongieri; cu apariția sistemului gastro-vascular al celenteratelor și viermilor inferiori deja începe complicarea întregului sistem circulator.

În evoluția lichidului circulant — a singelui — un moment important este individualizarea pigmentilor respiratori și apariția elementelor figurate; apoi a continuat procesul de perfecționare a tuturor mecanismelor biochimice, biofizice și biologice ale acestuia cu adaptările proprii diferitelor grupe de animale în strânsă legătură cu condițiile de viață ale acestora.

În evoluția aparatului vascular, de asemenea, se pot identifica unele momente de răscruce dintre care trebuie să subliniem: apariția și individualizarea vaselor cu pereți proprii; formarea unui organ pulsatil propulsor, complicarea structurală și perfecționarea funcțională a acestuia, de la vasul primitiv cu proprietăți contractile ritmice al viermilor pînă la inima atît de complexă a omului; apariția și dezvoltarea sistemului de capilare și constituirea unei circulații respiratoare și a unei circulații generale cu diferitele arii vasculare locale.

Paralel s-a dezvoltat și s-a perfecționat un sistem regulator al funcției circulatorie și de integrare a acesteia în unitatea sistemului complex care este organismul animal.

4.1. LICHIDUL CIRCULANT

4.1.1. HIDROLIMFA – HEMOLIMFA – SÎNGELE

Sîngele care umple aparatul cardio-vascular al vertebratelor, împreună cu *limfa* din aparatul limfatic și cu *plasma interstițială*, constituie *lichidul extracelular* sau „*mediul interior*” al organismului animal, cum a fost denumit de către Claude Bernard. El este într-o continuă mișcare ceea ce asigură un schimb permanent de materie și energie cu mediul intracelular.

În aparatul cardio-vascular al nevertebratelor ca și în lacunele corpului acestora circulă un lichid incolor, sau ușor albăstrui (crustacei, insecte, moluște), sau roșu ca sîngele vertebratelor (la unii viermi) care a fost numit *hemolimfă* și care constituie mediul extracelular al acestora și el în continuă mișcare.

Numai la spongieri, celenterate și unele echinoderme, nu există un lichid circulant propriu-zis, cu o compoziție mai mult sau mai puțin constantă. Lichidul care circulă în canalele corpului sau în sistemul gastrovascular al acestora și care nu se deosebește prea mult de apa exterioară, a fost numit *hidrolimfă* și asigură un schimb de materie și energie cu mediul intracelular al acestor animale.

4.1.2. FUNCȚIILE SINGELUI

Deși între hemolimfa nevertebratelor și sîngele vertebratelor există deosebiri mai ales în ceea ce privește constanța alcătuirii lor, în economia fiziologică îndeplinesc aceleași funcții:

- transportă substanțele alimentare absorbite prin peretele digestiv, la toate celulele corpului;

- transportă produșii de catabolism celular care au fost deversați în lichidul extracelular la sistemele excretore;

- transportă oxigenul de la epiteliile respiratoare la țesuturi și bioxidul de carbon de la țesuturi la epiteliile de schimb;

- participă la integrarea internă a organismului, putînd stabili dialoguri între diferitele sectoare ale acestuia prin mijlocirea substanțelor nespecifice (metaboliți ori cataboliți) sau a celor specifice (hormoni) pe care le transportă;

- prin reacțiile de imunitate celulară sau serologică ce se pot petrece în interiorul lui, pe baza proprietăților unor elemente figurate, participă la asigurarea imunității naturale a organismului, ca mijloc de luptă împotriva agenților patogeni figurați sau nefigurați;

- datorită conductibilității termice însemnate și a căldurii specifice mari a apei, poate înmagazina și transporta căldura de la unele organe (ficat, mușchi, rinichi etc.) în restul corpului împiedicînd apariția unor focare termice și asigurînd uniformizarea temperaturii corpului — are deci o funcție termoregulatorie.

4.1.3. COMPONENTELE SINGELUI

Sîngele. Generalități. Datorită cantității constante a masei sale ca și a unei compoziții destul de constante, mulți biologi au considerat și consideră sîngele ca un *țesut lichid*, în care componenta celulară este reprezentată de către elementele figurate, iar substanța fundamentală, intercelulară, de către plasma singelui.

Masa singelui la om reprezintă 7—8% din greutatea totală a corpului, sau 1/13 din aceasta, ceea ce pentru un om de 65 kg revine la 5 litri de sînge; la cîine este de 6—9%, la cobai și iepure 5%, la șobolan 4—4,5%, la broască 3,5% iar la crap este 1,8%. Chiar și numai din aceste cîteva date reiese că, la mamifere masa singelui este proporțional mai mare decît la celelalte vertebrate cum arată și valorile de mai jos care se referă la cantitatea de sînge raportată la fiecare gram de substanță vie: 65 mm³ la mamifere, 48 la păsări, 36 la reptile, 28 la batracieni și abia 13 la pești.

Din masa totală a singelui, numai o parte circulă activ în sistemul vascular — uneori chiar 90%; restul se află în organele cu structură diverticulară, cum este splina, în unele vase abdominale și chiar în plexul subpapilar al tegumentului, ca sînge de rezervă. Raportul dintre masa singelui circulant și a celui stagnant se modifică în funcție de starea fiziologică și activitatea diferitelor sisteme funcționale.

La omul în repaus, sîngele circulant se repartizează astfel: 10% pentru sistemul vascular coronarian; 30% pentru cel renal, suprarenal, tiroidian și nervos; 20% pentru cel al organelor abdominale și 40% pentru sistemul muscular. În timpul efortului fizic, debitul circulator se mărește în mușchii activi, plămîni, rinichi, creier și vasele coronariene ale inimii, asigurînd activitatea musculară crescută și funcționarea mai intensă a tuturor organelor care participă nemijlocit la efort; în schimb, organele de depozitare și musculatura inactivă sînt „golite” de sînge.

Masa totală a singelui se poate micșora, la om și la animale, în inanție, în anemiile grave, după o transpirație intensă de lungă durată și în urma unei hemoragii.

Cît privește *componentele singelui*, aproximativ 45% din masa singelui uman este reprezentată de către *elementele figurate* și 55% de către *plasmă*. La celelalte grupe de vertebrate proporția de plasmă este mai mare, iar în hemolimfa nevertebratelor și mai mare față de proporția de elemente figurate.

4.1.3.1. Plasma singelui — mediul intern

Plasma (singelui) este lichidul gălbui care se separă prin centrifugarea singelui, deasupra masei roșii de elemente figurate; de asemenea, se poate obține și prin sedimentarea singelui făcut incoagulabil.

Prezintă o serie de proprietăți fizice, chimice și biologice, legate de compoziția complexă și constantă, pe baza căroră îndeplinește o serie de funcții majore, foarte importante pentru viața animalului.

Presiunea osmotică. Concentrația moleculară totală a plasmei mamiferelor și păsărilor este foarte constantă și ea este dată de totalitatea sărurilor minerale conținute, în medie 9 g la litru. Pe baza ei se dezvoltă o presiune osmotică însemnată (5300 mmHg sau 6,9 atmosfere) egală cu aceea a plasmei interstițiale care are aceeași compoziție minerală ca și plasma sanguină. Menținerea ei la un nivel constant este rezultatul interacțiunii unui sistem osmoregulator ce implică mecanismul excretor, în special, dar și pe cel respirator, digestiv și chiar muscular. Datorită presiunii osmotice a mediului interior se mențin gradientii chimici dintre mediile intra- și extracelular și echilibrul elementelor figurate ale singelui.

Dacă ne referim la regnul animal în întregime și mai ales la animalele acvatice, constatăm că între concentrația moleculară a mediului lor intern și aceea a mediului extern există o relație determinată. Astfel, nevertebratele dulcicole au un mediu intern mult mai concentrat decât cel extern pe care și-l mențin prin eliminarea unei cantități însemnate de urină hipotonică; nevertebratele marine au un mediu interior cu o concentrație aproape egală cu aceea a apei de mare; vertebratele dulcicole (pești și batracieni, în special) sînt în situația nevertebratelor dulcicole; teleosteenii marini au însă un mediu intern mult mai diluat decât apa de mare în care trăiesc pe care și-l mențin eliminînd o cantitate foarte mică de apă și o cantitate mare de săruri prin branhiile; selacienii marini au un mediu intern cu o concentrație moleculară totală egală cu aceea a apei marine, dar jumătate din valoarea acesteia este dată de ureea pe care o pot menține la un nivel ridicat în sângele lor.

Problema homeostaziei osmotice a mediului interior la animalele acvatice, în condițiile în care concentrația mediului exterior se modifică, este extrem de importantă pentru ecofiziologia animală.

Presiunea coloidosmotică sau oncotică. Colozii plasmei și în special proteinele îi conferă acesteia o presiune protein-osmotică a cărei valoare, deși este relativ mică (în medie 30 mmHg), joacă un rol foarte important în schimburile dintre plasma sanguină și cea interstițială: dacă filtrarea plasmei sanguine în spațiile interstițiale poate fi asigurată de presiunea hidrostatică a singelui, revenirea plasmei interstițiale în torrentul sanguin este asigurată de către presiunea coloidosmotică a plasmei, care lipsește lichidului interstițial.

Echilibrul ionic al plasmei. Un alt element ce caracterizează compoziția minerală a plasmei singelui este raportul dintre diferiții ioni minerali care, pentru cationi, este următorul: pentru 100 Na^+ se găsesc 2K^+ , 2Ca^{2+} și Mg^{2+} . În hemolimfa insectelor însă, potasiul întrece sodiul chiar și de 3 ori.

Necesitatea și importanța echilibrului ionic al plasmei singelui a fost evidențiată cu mai bine de 100 de ani în urmă prin celebra experiență a lui Ringer asupra inimii de broască „in vitro”.

Pe fondul general al concentrației moleculare totale, echilibrul ionic asigură excitabilitatea normală a țesuturilor și în special, a celui neuro-muscular, permeabilitatea selectivă a membranelor, gradul de îmbibire cu apă, activitatea unor sisteme enzimatice etc. La rîndul

lui, echilibrul ionic al lichidului extracelular este reglat prin activitatea unor mecanisme active cu sediul în membranele de schimb.

Reacția ionică — pH-ul. Plasma și sîngele în general are un pH foarte aproape de neutralitate, el variînd la om între 7,34 și 7,45, ca și la celelalte mamifere; la restul vertebratelor oscilează între 7,3 și 7,6. Dintre nevertebrate, insectele au un pH ușor acid (6,4—6,8), datorită prezenței unei cantități însemnate de aminoacizi în mediul lor interior; ascidiile, de asemenea, au un pH ușor acid — 6,7 în medie — datorită prezenței acidului sulfuric în celulele lor muriforme.

În general, animalele acvatice marine au un pH cu ceva mai coborît decît acela al mediului extern și destul de constant în comparație cu acela al animalelor acvatice dulcicole, care prezintă chiar variații diurne ca și acelea ale apei dulci.

Mecanismele imediate de luptă împotriva modificărilor de pH — mecanismele tampon ale bicarbonaților, fosfaților, amfoliților (aminoacizi și proteine) și hemoglobina, sînt mecanisme biochimice; ele asigură neutralizarea rapidă a factorilor capabili să producă variații ale pH-ului — aici intră bioxidul de carbon și produșii de catabolism.

Mecanismele permanente, așa-numitele *mechanisme biologice*, asigură eliminarea la exteriorul corpului a agenților ce tind să modifice pH-ul. În această categorie cuprindem: sistemul respirator, ficatul și sistemul excretor.

Proprietăți legate de constituenții organici. Proteinemia. Concentrația totală a proteinelor plasmatică ale mamiferelor este de 64—83 g/l, care se repartizează astfel: serum-albumine 48, globuline 23 și fibrinogen 3 g/l. În afara acestora, care alcătuiesc fondul proteic permanent și constant al plasmăi, se mai găsesc numeroși constituenți proteici ca aminoacizi, hormoni, enzime etc., a căror concentrație poate să varieze în limite destul de largi.

Datorită presiunii coloidosmotice pe care o dezvoltă, proteinele plasmăi reprezintă unul din factorii principali ai schimburilor dintre sînge și plasma interstițială.

Pe baza proprietății ce o au de a se combina labil cu numeroase substanțe chimice din plasmă, cum sînt hormonii tiroidieni T_3 și T_4 , hormonii steroizi și lipide, formînd complexe lipoproteice, sau glucoproteice și chiar cu metale grele ca fierul, cuprul, zincul, proteinele plasmăi îndeplinesc și o funcție de transport; aceste complexe sînt suficiente de puternice ca să limiteze difuziunea liberă a moleculelor mai mici și prin aceasta să le diminueze acțiunea lor biologică dar, în același timp, pot asigura o eliberare progresivă a lor.

Prezența gama-globulinelor face ca plasma să joace un rol important în procesele imunologice.

Funcționează și ca mecanism tampon, cam 1/6 din acesta.

Mai amintim aici că plasma reprezintă și calea de transport a substanțelor azotate neproteice, produși de catabolism, cum sînt ureea, acidul uric, creatina ș.a., de la locul producerii lor la sistemele excretoare renal și tegumentar.

Glicemia. Concentrația glucidelor în plasma sanguină este constantă, de 1 g/l și joacă un rol foarte important ca regulator al metabo-

lismului glucidic celular. Natura glucidelor plasmatiche, originea lor și mecanismul regulator al glicemiei, vor fi discutate la capitolul despre metabolismul glucidelor.

Lipemia. Plasma conține gliceride, acizi grași liberi, colesterol și lecitine, toate în combinație complexă cu proteinele, sub formă de lipoproteine. Ca și pentru protide și glucide și pentru lipide, problemele referitoare la originea și reglarea lipemiei vor fi discutate la capitolul despre metabolismul lipidelor.

4.1.3.2. Elementele figurate

Hemolimfa nevertebratelor conține, ca elemente figurate, celule cu forme foarte variate și variabile, nucleate, asemănătoare prin proprietățile lor fiziologice globulelor albe din sângele vertebratelor; ele mai sînt numite și *amibocite*. Numărul acestora variază în condiții fiziologice între limite largi în funcție de specie, iar în cadrul aceleiași specii în funcție de o serie de factori, printre care cel mai important este vîrsta: *Limulus polyphemus* adult are 30000/ml în timp ce formele tinere au numai 14600/ml.

Sîngele vertebratelor conține: globulele roșii — eritrocitele și hematiile, globulele albe, leucocitele și trombocitele — plachetele sanguine.

Eritrocitele și hematiile. Proprietăți și funcțiuni. Fie că este vorba despre globulele roșii nucleate ale vertebratelor inferioare (pești, batracieni, reptile, păsări) sau ale unor mamifere — eritrocitele, ori despre cele anucleate ale majorității mamiferelor — hematiile, toate formează un sistem funcțional extrem de important și unitar, așa cum reiese din proprietățile și funcțiile pe care le îndeplinesc.

— Prezența pigmentului respirator, hemoglobina, în structura lor chimică, le conferă proprietatea de a se încălca ușor cu oxigen sau bioxid de carbon și de a se descărca tot atît de ușor, în funcție de tensiunea acestor gaze în mediu; pe această bază, ele asigură transportul celor două gaze între aparatul respirator și țesuturi.

— Forma discoidală mult turtită a eritrocitelor, ca și aceea de pișcot a hematiilor, oferă o suprafață mare de pătrundere sau de ieșire celor două gaze respiratoare într-un timp foarte scurt. La om, hematiile dau o suprafață totală de schimb de peste 3000 m², pentru un număr de 5 milioane/mm³ de sînge.

Între forma, mărimea și numărul lor (deci suprafața totală a eritrocitelor unui animal) și condițiile de viață ori de activitate ale acestuia există o relație directă. Astfel, sîngele peștelui osos *Cyprinus carpio*, care trăiește în iazuri, heleştee și are o activitate locomotoare redusă, are și un număr relativ mic de eritrocite: 500 000/mm³ sînge, cu un diametru de 30 μ; peștele osos *Trachurus trachurus*, ce trăiește în apele de suprafață bine oxigenate ale M. Negre și este în continuă mișcare, are 4,5 milioane/mm³ eritrocite mult mai mici, cu diametrul de 7—8 μ. Păsările și mamiferele, animale homeoterme cu un metabolism energetic mult mai intens decît al celorlalte grupuri de verte-

brate poikiloterme, au un număr mai mare de eritrocite de talie mică. Calculele arată că suprafața totală a hematiilor dintr-un mm^3 de sînge este foarte asemănătoare la diferite specii de mamifere: astfel, la pisică este de $7,24 \text{ mm}^2$; la iepure $7,55 \text{ mm}^2$; la cîine $7,52 \text{ mm}^2$; la om $7,35 \text{ mm}^2$.

La om, la același individ, în funcție de altitudinea la care trăiește și lucrează se modifică și numărul hematiilor. Astfel, la nivelul mării, sînt $4,5 \text{ mil/mm}^3$; la altitudinea de 500 m sînt $5,3$ milioane; la 1560 m sînt $6,5$ milioane; la 1800 m sînt 7 milioane; la 4400 m sînt $7,4$ milioane iar la 6080 m sînt $8,3$ milioane; aceasta în strînsă dependență de micșorarea tensiunii oxigenului în aerul atmosferic.

Numărul hematiilor, ca și acela al eritrocitelor, mai variază și cu vîrsta: astfel, la sugar sînt $5,5\text{—}6$ milioane/ mm^3 iar la adult 5 milioane/ mm^3 .

Pe baza tuturor acestor factori analizați mai sus, *eritrocitele și hematiile îndeplinesc o funcție respiratoare.*

— Au o permeabilitate selectivă pentru săruri și apă, funcționînd ca niște osmometre microscopice. Capacitatea lor „osmotică” este limitată de rezistența la umflare a membranei periplasmice — rezistența globulară; aceasta poate fi exprimată prin concentrația moleculară a unei soluții fiziologice corespunzătoare unei rezistențe globulare minime ($4,2 \text{ g}\%$) sau unei rezistențe globulare maxime ($2,8 \text{ g}\%$).

Pe baza permeabilității selective, eritrocitele și hematiile *îndeplinesc o funcție osmoregulatorie și ionoregulatorie.*

— Au o încărcătură electrică negativă, ceea ce asigură menținerea lor în suspensie și împiedică astfel formarea unor „dopuri” care să astupe lumenul vaselor sanguine mici. Trebuie să mai amintim că la menținerea lor în suspensie contribuie și globulinele plasmei și ele încărcate electronegativ. Legătura între cele două sisteme este așa de strînsă încît, măsurînd viteza de sedimentare a hematiilor, se poate evalua, în mod indirect, nivelul imunoglobulinelor sîngelui respectiv și deci capacitatea imunologică a organismului.

— Conțin cantități mici de protromboplastinogenază, ceea ce le implică în mecanismul coagulării sîngelui și deci a luptei împotriva pierderilor de sînge, în cursul hemoragiilor ușoare.

— Hematiile, ca și eritrocitele, au o viață scurtă, în medie de 30 zile (după unii autori $100\text{—}120$ zile). În fiecare minut se distrug și se neoformează un număr de $200\,000$ eritrocite în fiecare ml de sînge, așa fel încît se menține totuși un nivel staționar al densității lor.

— Globulele roșii conțin în structura lor chimică macromolecule cu proprietăți antigenice, numite și *aglutinogeni*. Cunoștințele actuale privitoare la această problemă, foarte numeroase și precise, își au punctul de plecare și au fost stimulate de accidente mortale petrecute în cursul transfuziilor de sînge.

Grupele sanguine. Aglutinogenii și odată cu ei și hematiile ce-i poartă, se pot grupa în trei categorii: 1) factorii A, B și 0; 2) factorul Rh (Rhesus); 3) factorul MN.

Avîndu-se în vedere prezența factorilor din prima categorie, oame-nii au fost împărțiți în patru grupe sanguine: 0, A, B, AB; cam 46% aparțin grupei 0; 42% grupei A; 9% grupei B și 3% grupei AB.

Aglutinozăni în globulele roșii (donator)	aglutinine din plasmă (ptr. primitor)			
	I= $\alpha\beta$	II= β	III= α	IV=0
I = 0	+	+	+	+
II = A	-	+	-	+
III = B	-	-	+	+
IV = A, B	-	-	-	+

Fig. 184. Tabelul compatibilităților. Semnul plus arată compatibilitate; semnul minus arată incompatibilitate.

Plasma sîngelui conține substanțe cu caracter de anticorpi numite *aglutinine*, care pot reacționa specific cu aglutinogenii, determinînd reacțiile de aglutinare care au stat și stau la baza accidentelor mortale petrecute în cazul unor transfuzii de sînge între indivizi a căror sînge nu era compatibil din acest punct de vedere. Astfel plasma indivizilor din grupa 0 conține aglutininele α și β ; a celor din grupa A conține aglutinina β , a celor din grupa B conține aglutinina α , iar a celor din grupa AB nu conține aglutinine.

Ținînd seama că în cursul transfuziilor de sînge este necesar ca hematiile donatorului să nu fie distruse de către aglutininele plasmei primitorului se poate stabili un tabel al compatibilităților (fig. 184), ca și o schemă a transfuziilor posibile între diferite grupe sanguine (fig. 185). Din analiza acestora apare foarte evident că: indivizii din grupa 0 sînt donatori universali; indivizii din grupa AB sînt primitori universali; cei din grupele A și B primesc de la grupa 0 și dau celor din grupa AB.

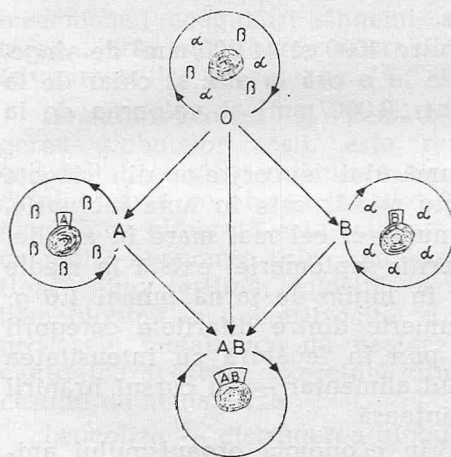


Fig. 185. Schema transfuziilor posibile între cele patru grupe sanguine.

Factorul Rh (Rhesus). Acciden-tele foarte rare, întîplute cu ocazia unor transfuzii între indivizi din aceeași grupă au dus la descoperirea unei noi grupe sanguine, *grupa Rhesus*; hematiile acestor oameni conțin așa-numitul *aglutinogen Rhesus (Rh)*. La oamenii de rasă albă, 85% dintre indivizi sînt Rh (+), iar 15% sînt Rh (-). Normal sîngele unui individ Rh(-) (care nu posedă aglutinina anti-Rh) nu aglutinează hematiile unui individ Rh (+) și transfuzia este posibilă. Dacă însă primitorul Rh (-) a primit în prealabil o primă transfuzie de sînge Rh(+), în sîngele lui s-au format aglutinine anti-Rh(-)

și pe această bază el devine aglutinant pentru hematiile *Rh* (+). După câteva transfuzii asemănătoare, titrul aglutininelor formate este suficient de mare pentru a produce accidente grave. Astfel de situații pot apărea când mama gravidă este *Rh*(—), iar fătul *Rh*(+) (tatăl este *Rh*(+)); prima sarcină evoluează normal, dar pe baza schimburilor dintre mamă și copil, la nivelul placentei se pot forma în sângele matern aglutinine anti-*Rh*(+) la un titru suficient de ridicat, pentru ca în timpul sarcinilor următoare să determine accidente grave, avortul ș.a.

Relații asemănătoare acestora de la om, privitoare la grupele sanguine, s-au putut stabili și la diferitele specii de animale, fiecare dintre ele prezentînd particularități. Astfel la cai s-au stabilit 4 grupe sanguine, la oi trei grupe iar la porci și la cîini s-au găsit diferite grupe. Grupe sanguine s-au stabilit și la unii pești (la crap, de exemplu).

S-a mai stabilit că aglutininele pot fi grupate în: *izoaglutinine*, cele care produc aglutinarea eritrocitelor de la aceeași specie: *heteroaglutinina*, care produce aglutinarea eritrocitelor altor specii — acestea au fost amănunțit cercetate la mamifere (cal, vacă, oaie, porc, cîine, iepure de casă, om) și la pești (crap, știucă, biban, țipar, păstrăv, rechin) și mai puțin la batracieni și reptile.

Leucocitele. Globulele albe sau leucocitele, elemente figurate nucleate, sînt prezente în sângele tuturor vertebratelor într-un număr de 600—700 de ori mai mic decît acela al globulelor roșii. Când sînt libere în suspensie în torentul circulator au o formă mai mult sau mai puțin sferică; cînd aderă de endoteliul vascular sau pătrund în țesutul conjunctiv au o formă neregulată și schimbătoare de la un moment la altul.

Proporția dintre diferitele categorii de leucocite, exprimată prin așa-numita „formulă leucocitară” reprezintă un criteriu de caracterizare a stării de sănătate. La om, ea cuprinde: limfocite 27,5%; monocite 5,0%; neutrofile 65,0%; eozinofile 2,0% și bazofile 0,5%. La copil se găsesc aproximativ 20% mai puține neutrofile și 20% mai multe limfocite decît la adult.

Numărul leucocitelor poate varia între 4000 și 11 000/mm³ de sînge, la același individ de la o zi la alta, de la o oră la alta și chiar de la un minut la altul. La noul născut sînt 20 000/mm³ și valoarea de la adult se atinge la vîrsta de 5—10 ani.

Există și variații sezoniere ale numărului leucocitelor din sângele vertebratelor; la amfibieni, cel mai mic număr este în luna februarie, la sfîrșitul perioadei de amortire, iar numărul cel mai mare în aprilie; în sângele cailor, în lunile de vară (aprilie-septembrie) există în medie 2,7 g leucocite la litrul de sînge, iar în lunile de iarnă numai 1,6 g; aceste variații privesc și raportul numeric dintre diferitele categorii de leucocite. Variațiile sezoniere se pun în legătură cu intensitatea radiațiilor solare și mai ales cu regimul alimentar — în cursul hrănirii cu furaje verzi și leucocitoza este mai intensă

Proprietăți fiziologice și funcțiuni. În economia organismului animal, leucocitele participă: a) la realizarea mecanismelor de apărare împotriva agenților patogeni, figurați sau nefigurați, care au pătruns

în mediul intern; b) la procesele de regenerare a ţesuturilor lezate; c) în metamorfoză.

Aceste acţiuni au la bază o serie de proprietăţi fiziologice:

— în masa sîngelui sînt purtate în mod pasiv, ca şi eritrocitele, dar se pot deplasa şi în mod activ la suprafaţa endoteliului vascular, chiar împotriva curentului sanguin, prin *mişcări amiboidale*, cu ajutorul pseudopodelor. Viteza de deplasare este influenţată de temperatură: la temperatura corpului (37°C) se deplasează cu 1 micron/s; la 10°C ca şi sub 12°C este nulă; la 50°C mor.

— datorită emiterii de pseudopode, ele se pot deforma şi pot trece prin endoteliul capilar, din plasma sîngelui în plasma interstiţială fenomen numit *diapedeză*.

— tot pe baza proprietăţii ce o au de a emite pseudopode şi a se deplasa activ, pot îngloba diferite celule moarte sau lezate şi chiar bacterii pătrunse în spaţiile interstiţiale sau în sînge şi le pot digera; acest fenomen este numit *fagocitoză* şi a fost descoperit de către biologul rus *Mecinicov*.

— pot sintetiza diastaze de tipul hidrolazelor cu ajutorul cărora fac digerarea celulelor sau a bacteriilor ingerate; prin aceasta asigură distrugerea celulelor moarte sau a celor lezate şi implicit refacerea ţesuturilor rănite.

— au proprietatea de a sintetiza anticorpi şi prin aceasta participă la lupta serologică împotriva agenţilor patogeni.

Trombocitele. Prezente în sîngele mamiferelor ca celule mici (diametrul de 2—4 microni) anucleate, iar în sîngele celorlalte vertebrate ca celule nucleate, trombocitele se caracterizează prin conţinutul însemnat de protromboplastinogenază, prin capacitatea ce o au de a se aglutina cu uşurinţă între ele, ca şi cu microbii intraţi în sînge şi printr-o fragilitate exagerată.

Pe baza acestor proprietăţi, trombocitele joacă un rol important în mecanismul coagulării sîngelui, atît diastazic cît şi mecanic; de asemenea, prin aglutinarea microbilor constituie un prim obstacol împotriva invaziilor microbiene.

Hemato-leucoliza şi hemato-leucopoeza. *Hematoliza* — distrugerea globulelor roşii, este realizată de către sistemul reticulo-endotelial, celulele reticulare ale splinei şi celulele endoteliale ale ficatului, după ce ele au circulat în medie timp de o lună de zile. Hemoglobina eliberată este scindată în fier şi globină; fierul este păstrat cu multă economie prin combinarea lui cu proteina tisulară „apoferritina”, dînd feritina, folosită la reconstrucţia unor noi molecule de hemoglobină în noi eritrocite; o parte a hemului din hemoglobină în procesele metabolice dă naştere pigmentului biliar bilirubina; după cantitatea acestuia, excretată zilnic, se poate aprecia intensitatea procesului de hematoлизă.

Leucoliza — distrugerea globulelor albe, se face în afara aparatului vascular, în lichidul lacunar şi în ţesutul conjunctiv de către macrofagele sistemului reticulo-endotelial al splinei şi al ficatului, după ce au petrecut o perioadă circulatorie de abia 4—5 zile (pentru granu-

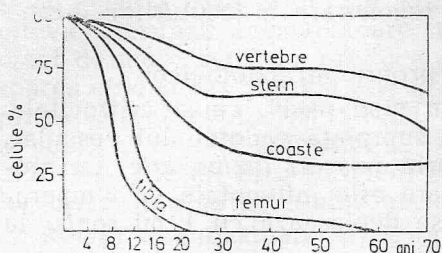


Fig. 186. Evoluția capacității eritropoetice a măduvei diferitelor oase.

locitele neutrofile). Un număr însemnat de leucocite străbat epiteliile de suprafață și cad în mediul exterior.

Trombocitele sînt și ele distruse de către macrofagele sistemului reticulo-endotelial.

Hemato- și leucopoeza. Atît hematoliza cît și leucoliza sînt echilibrate în condiții fiziologice prin procese de neoformare, în așa fel încît, în condiții normale de viață numărul lor rămîne neschimbat în

sînge; se poate vorbi astfel despre un „steady-state” al elementelor figurate sanguine.

Hematopoeza-eritropoeza embrionului și fătului se realizează în trei stadii: mezoblastică, hepatică și mieloidă. La adult, eritropoeza este o funcție exclusivă a măduvei roșii din oasele late și scurte (stern, coaste, vertebre) ca și din diafiza oaselor lungi (fig. 186).

Leucopoeza, în timpul vieții foetale, se petrece în organele limfoide (ganglioni limfatici, splină, timus, amigdale). La adult de asemenea, se petrece în organele limfoide; cîteva limfocite și monocite se formează și în măduva roșie a oaselor.

Reglarea hemato- și leucopoezei. Aspectele citologice ale hematopoezei au fost dezbătute în cadrul citologiei. Aici vom face o analiză sumară a factorilor ce reglează cele două procese, ca și mecanismul integrator.

Factorii hemato-leucopoezei. Regimul alimentar. Prezența proteinelor, a fierului și a cuprului în rația alimentară este strict indispensabilă; un regim bogat în fier și în glucide dar sărac în proteine nu poate asigura mersul normal al eritropoezei și nici al leucopoezei, aceasta pentru că în lipsa a o serie de aminoacizi, cum sînt prolina, treonina, tirozina și fenilalanina, nu se poate sintetiza gruparea proteinică a hemoglobinei. Un regim alimentar sărac în fier, determină apariția anemiilor; tot așa lipsa cuprului, mai ales la șobolanii albi. Lipsa vitaminei B_{12} (factorul extrinsec) și a acidului folic face imposibilă realizarea fazei de maturare a eritroblastelor; absorbția vitaminei B_{12} se face numai în prezența unui factor gastric (factorul intrinsec); dacă lipsește factorul antianemic sau factorul intrinsec, la nivelul sîngelui sau a măduvei apar semnele caracteristice anemiei pernicioase. La fel avitaminoza C duce la anemie.

Hipoxia — scăderea tensiunii oxigenului în mediul ambiant, sau chiar imposibilitatea asigurării cantității fiziologice de oxigen, stimulează formarea globulelor roșii în măduvă și face să crească numărul lor în sînge; acest fenomen stă la baza poliglobuliei de altitudine.

Mecanismul integrator cuprinde un sistem de factori intrinseci, a căror activitate este reglată de către centrii nervoși.

Glandele endocrine. În cazurile de mixedem sau cretinism, în insuficiență tiroidiană deci, se constată frecvent o anemie; aceasta își

are originea în depresarea metabolismului general și, ca urmare și a măduvei osoase. În stările de hiperactivitate a cortexului suprarenal, sau ca urmare a unei hipersecreții de ACTH, apare poliglobulie.

Eritropoetina, numită și hemopoetină, este un factor humoral izolat din plasmă, care intervine ca factor stimulator al formării globulelor roșii. În cursul anoxiei de altitudine sau a hipoxiei experimentale, concentrația plasmatică a eritropoetinei este crescută, în același timp cu poliglobulia; lipsa ei duce la anemii. Originea renală a acestui factor este discutată.

Centrii nervoși integratori se găsesc în hipotalamus și în substanța reticulară bulbară; aceștia prelucrează informațiile despre nivelul oxigenului tisular și pe baza lor stimulează, pe de o parte, producția factorilor stimulatori ai eritropoezei, iar pe de altă parte adaptează ventilația pulmonară și circulația, precum și golirea rezervelor de sânge în circulația generală.

4.1.4. COAGULAREA SÎNGELUI

Experiențele arată că sângele recoltat proaspăt și păstrat într-un vas curat, se prinde într-o masă gelatinoasă compactă în decursul a câtorva minute — *sângele s-a coagulat*. Lăsat mai mult timp, masa compactă se separă în două componente: la mijloc, un sîmbure roșu, *chiagul* iar în jur un lichid transparent gălbui, *serul*. Privit la microscop, chiagul apare format dintr-o rețea foarte neregulată și densă de fibre — *fibre de fibrină* — în ochiurile căreia sînt prinse elementele figurate ale sîngelui, de unde și culoarea roșie a chiagului. Serul nu este altceva decît plasma sanguină fără fibrinogenul care a fost transformat în fibrină.

Acest proces fiziologic este un mijloc de apărare al organismului împotriva pierderilor de sânge în urma lezării vaselor — hemoragii; reprezintă deci o *hemostază* naturală, cîtă vreme nu a fost lezată o arteră.

Imediat ce un vas a fost lezat, procesul de hemostază începe printr-o vasoconstricție a arteriolelor și venulelor și o micșorare a lumenului capilarelor ca urmare a diminuării presiunii sîngelui; în același timp, plachetele sanguine se aglutinează la marginile deschiderii vasculare și formează un dop numit și trombus alb, fără fibrină, suficient să închidă leziunile mici. Apoi, sub acest dop alb, se formează chiagul care asigură o reparare prealabilă a cicatrizării.

Factorii coagulării. Coagularea sîngelui este un proces biologic complex care, în esență, constă în transformarea fibrinogenului solubil într-o proteină insolubilă — fibrina — de către o enzimă, trombina. În realitate, numărul factorilor ce participă la această transformare este foarte mare; dintre ei vom aminti cîțiva.

Factori celulari. Aici cuprindem toate categoriile de celule care conțin în structura lor agenți activatori ai sistemului de enzime ce participă la coagulare ca și acelea care sintetizează unii factori ai coagulării. În prima categorie intră toate elementele figurate ale sîngelui

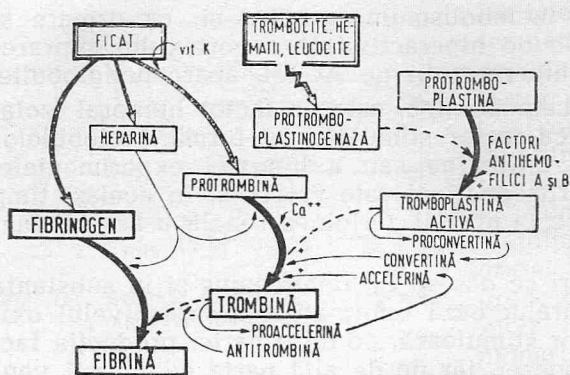


Fig. 187. Schema mecanismului de coagulare a sîngelui mamiferelor.

și în primul rînd trombocitele, care conțin în interiorul lor factorul activator *orotromboplastinogenaza*, capabil să activeze lipoproteina plasmatică *protromboplastina*, în prezența factorilor antihemofilici A și B; această reacție are loc numai odată cu lezarea elementelor figurate.

Tot în categoria factorilor celulari trebuie să cuprindem și celulele hepatice care sintetizează

protrombina în prezența necondiționată a vitaminei K, *fibrinogenul* și *heparina* un factor anticoagulant.

Factori plasmatici. De fapt aici intră toate substanțele substrat al fenomenului, sistemul enzimatic și cofactorii: *fibrinogenul* și forma sa insolubilă, *fibrina*; *protromboplastina* care după activare se transformă în *tromboplastina* activă, factorul enzimatic care transformă *protrombina* în *trombina* numai în prezența ionilor de Ca^{2+} ; la rîndul ei *trombina* transformă *fibrinogenul* în *fibrină*. Dintre cofactori trebuie să amintim sistemul *proconvertină-convertină* și sistemul *proaccelerină-accelerină*. În fine, trebuie să mai amintim și factorii limitanți ai fenomenului *heparina* și *antitrombina* prezente în plasma sîngelui.

Mecanismul coagulării. Din informațiile date mai sus și urmărind schema din figura 187 se poate face o imagine cît mai exactă a complexității fenomenului. În realizarea lui se pot delimita trei etape: a) formarea trombinei; b) transformarea fibrinogenului în fibrină; c) formarea și retracția chiagului. În condiții fiziologice, factorul care amorsează întregul mecanism este eliberarea factorului trombocitar, *protromboplastinogenaza*, în urma lezării plachetelor sanguine ori a leucocitelor sau eritrocitelor; deci nu numai lezarea unor vase de sînge poate activa mecanismul coagulării ci și orice factor care, pătruns în masa sîngelui, produce distrugerea unui număr însemnat de elemente figurate și eliberarea unei cantități minimale de *protromboplastinogenază*.

Timpul de coagulare, o măsură a realizării normale a fenomenului, este diferit după speciile de animale cercetate: la mreană 2 secunde iar la biban 20 secunde; la porumbel 1,5 minute, la cîine 2,5 minute, la porc 3—5 minute, la iepurele de casă 4, la vacă 6,5 și la cal 11,5 minute; la om este de 5—9 minute.

Anticoagulanții au fost grupați în două categorii:

a) *anticoagulanții direcți* care fac sîngele incoagulabil „in vitro” cum sînt soluțiile salin concentrare sau substanțele decalcifiante (fluorurii, oxalații și citrații);

b) *anticoagulanții indirecti* care acționează „in vivo” cînd sînt injectați în sistemul circulator: heparina, serul de *Anguilla*, anumite veninuri, hirudina.

Homeostazia singelui. Atît masa singelui cît și nivelul componentelor lui sînt menținute între valori cu atît mai apropiate cu cît ne referim la animale a căror poziție în scara zoologică este mai ridicată. Se poate vorbi deci despre o homeostazie a singelui care se referă — atît la volumul cît și la diferitele lui componente.

Mecanismele reglatoare corespunzătoare vor fi analizate în contextul adecvat.

4.2. SISTEMUL VASCULAR

Întregul aparat vascular, prin mijlocirea căruia sîngele circulă în tot corpul, prezintă în întregul regn animal două tipuri principale de organizare: la animalele *nevertebrate* este format din vase cu pereți proprii (artere și vene) și din lacune — este un *sistem circulator deschis*; la animalele *vertebrate* este format numai din vase cu perete propriu: artere, arteriole, capilare, venule și vene — este un *sistem circulator închis*.

În prezentarea de față, ne vom referi la sistemul vascular închis al mamiferelor și omului.

Organizarea morfologică a sistemului vascular asigură curgerea singelui din regiunea cu presiune ridicată (din aortă) spre cea cu presiune joasă (vena cavă). Aceste două căi mari sînt dispuse în paralel (fig. 188), în așa fel încît debitul în fiecare dintre ele nu este afectat de către prezența celorlalte căi, ci numai de către presiunea eficace, adică, diferența între presiunea aortică ridicată și presiunea venoasă coborîtă. Nenumăratele sisteme dispuse în paralel pot fi grupate în trei categorii principale (fig. 188): a) căi simple în care există un singur pat capilar; b) căi mai complicate unde cel puțin două paturi capilare sînt dispuse în serie — în cazul rinichiului, capilarele glomerulare sînt în serie cu capilarele tubulare; c) căi de tip portal, în care capilarele spli-

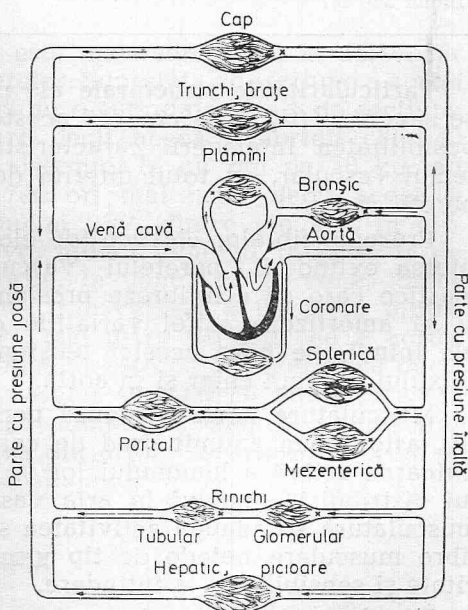


Fig. 188. Schema diferitelor categorii de sisteme vasculare, la mamifere (după A. Burton).

nei sînt în paralel cu cele ale mezenterului, iar ambele rețele sînt în serie cu capilarele sinusoidale ale ficatului. La acestea se mai poate adăuga circulația pulmonară și cea bronhică, cu particularitățile lor.

Trebuie subliniat că fiecare pat capilar este precedat de către „un punct de control” reprezentat de către arteriolele sistemului vascular corespunzător.

Volumul de sînge care circulă prin paturile vasculare este diferit de la unul la altul și, chiar în același pat vascular este diferit de la un moment la altul, în funcție de activitatea lui. De asemenea, cantitatea de sînge care se găsește la un moment dat în diferitele categorii de vase ale aceluiași sistem vascular este diferită, ea fiind mai mare în vene decît în artere (tab. 7).

Tabelul 7

Distribuția sîngelui în patul vascular al unui om adult

Patul pulmonar	Volum (ml)	Patul sistemic	Volum (ml)
Artere pulmon	400	Aortă.	100
Capilare	60	Artere	450
Venule	140	Capilare	300
Vene pulmon	700	Venule	200
		Vene	2050
Total	1300	Total	3100
Inimă 250 ml		Nesocotit 550 ml	

Particularitățile structurale ale peretelui diferitelor categorii de vase sanguine (fig. 189) conferă acestora proprietăți funcționale care dau posibilitatea înțelegerii caracteristicilor circulației sîngelui prin sistemul vascular, cu totul diferită de aceea a lichidelor prin tuburi cu pereții rigizi.

Prezența fibrelor elastice (de elastină și de collagen) asigură posibilitatea extinderii peretelui vascular și înmagazinării unei tensiuni elastice care să echilibreze presiunea sîngelui din interiorul acestora și să amortizeze astfel variațiile generate de pulsațiile intermitente ale inimii; pe baza acestei tensiuni elastice se asigură continuitatea fluxului sanguin chiar și în aortă.

Musculatura netedă, supusă permanent controlului nervos vegetativ, asigură un anumit grad de contractilitate peretelui vascular, modificarea activă a lumenului lor și prin aceasta posibilitatea controlului distribuirii sîngelui în aria vasculară corespunzătoare; la această musculatură se adaugă activitatea sfincterelor precapilare, formate din fibre musculare netede de tip visceral, cu un anumit grad de ritmicitate și sensibilitate la întindere.

Fibrele musculare netede ale vaselor pre- și postcapilare sînt supuse influenței agenților chimici care le ating direct, pornind din curentul sanguin și, de asemenea, indirect pornind din lichidul interstițial.

Datorită prezenței elementelor elastice și musculaturii netede, arterele mari sînt foarte elastice și puțin contractile; arterele mici și în special arteriolele sînt foarte contractile și mai puțin elastice și reprezintă de fapt mecanismul regulator al debitului sanguin; capilarele n-au nici fibre elastice nici musculare însă, datorită prezenței celulelor Rouget care acoperă discontinuu endoteliul lor, au un anumit grad de contractilitate; venele au mai ales extensibilitate și mai puțin contractilitate.

Lumenul și suprafața. Este important să semnalăm, fără a putea face o analiză detaliată, că în fiecare sistem vascular ca și în sistemul general al corpului există raporturi determinate între lumenul diferitelor categorii de vase precum și între suprafața lor internă.

Astfel, lumenul total al arterelor este mai mare decît al aortei iar al arteriolelor mai mare decît al arterelor. Suprafața de secțiune a aortei este de 4 cm²: cele 8000 de artere mici au o suprafață totală de secțiune de 63 m², adică de 16 ori mai mare decît aceea a aortei; cele 40 miliarde de capilare ale circuitului sistemic, la un om de 70 kg, au o suprafață totală de secțiune de 700 ori mai mare decît aceea a aortei, în repausul fiziologic cînd numai 25% dintre ele sînt în circulație activă; dacă toate ar fi active, atunci lumenul total ar fi de 2800 ori mai mare decît acela al aortei. În venule și în vene, lumenul total scade. Suprafața de secțiune transversală a fiecăreia dintre venele cave este aproximativ cu 50% mai mare decît aceea a aortei și ca urmare viteza de circulație a sîngelui este cu 1/3 mai mică decît aceea din aortă. Suprafața internă a vaselor se mărește pe măsura ramificării trunchiurilor mari și creșterii numărului ramurilor rezultate; creșterea însemnată are loc la trecerea din artere în arteriole, ceea ce influențează puternic variația presiunii sîngelui.

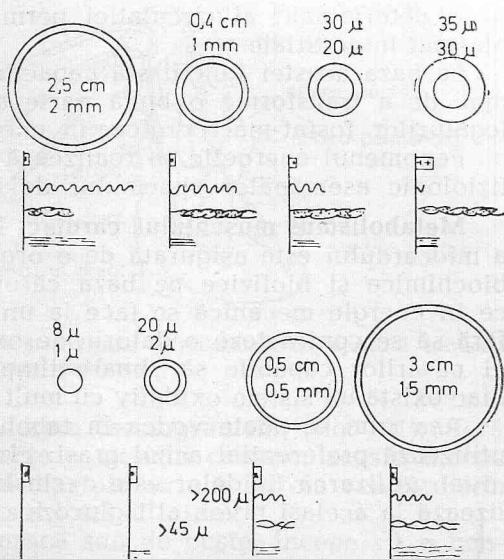


Fig. 189. Particularități structurale ale diverselor categorii de vase sanguine:

sus — aortă, arteră medie, arteriolă, sfincter precapilar;
jos — capilar, venulă, venă, venă cavă. Cifrele arată diametrul și grosimea peretelui; sub fiecare vas, de sus în jos: celule endoteliale, fibre elastice, fibre musculare netede, fibre de collagen (după A. Burton).

4.3. INIMA

De la vasul dorsal contractil al viermilor, la organul bi- sau tricameral al moluștelor și artropodelor dintre nevertebrate, al peștilor și amfibienilor dintre vertebrate și la cel patrucomeral, musculos și puternic al crocodililor, păsărilor și mamiferelor, inima reprezintă fac-

torul determinant al circulației permanente a sîngelui, a limfei și a plasmei interstițiale.

La baza acestei funcții stă capacitatea pe care o are mușchiul cardiac de a transforma o bună parte din energia chimică potențială a legăturilor fosfat-macroergice, în energie de mișcare a sîngelui.

Fenomenul energetic se realizează intermitent într-un cadru morfologic asemănător sistemului de pompă aspiratoare-respingătoare.

Metabolismul mușchiului cardiac. Funcționarea ritmică neîntreruptă a miocardului este asigurată de o organizare adecvată a mecanismelor biochimice și biofizice pe baza cărora transformarea energiei chimice în energie mecanică se face la un nivel ridicat, fără întrerupere și fără să se contracteze o datorie de oxigen. Ca și în mușchii pectorali ai păsărilor capabile să zboare timp îndelungat și în mușchiul cardiac există un sistem oxidativ cu mult mai dezvoltat.

Așa cum se poate vedea în tabelul 8 inima mamiferelor și omului utilizează preferențial acizii grași: cînd glicemia scade sub un anumit nivel, utilizarea lipidelor este exclusivă. Dintre hidrații de carbon utilizează la același nivel, atît glucoza cît și acidul lactic deși concentra-

Tabelul 8

Substratul energetic cardiac	
Hidrați de carbon	Alți metaboliți
Glucoză 17,9%	Acizi grași 67,0%
Piruvat 0,5%	Aminoacizi 5,6%
Lactat 16,4%	Cetone 4,3%
Total 34,9%	Total 76,9%

ția acestuia din urmă în sînge este mult mai mică. Acest fenomen este avantajos pentru economia cardiacă deoarece în cursul exercițiului muscular intens producția musculară scheletică de acid lactic crește odată cu creșterea consumului energetic cardiac.

4.3.1. CICLURILE CARDIACE

În condiții tehnice adecvate, care să permită observarea directă, se constată că inima pulsează intermitent, perioade de contracție — *sistole* — alternînd cu perioade de relaxare — *diastole*. Un ciclu de bătaie complet, o sistolă și o diastolă, formează un *ciclu cardiac* sau o *revoluție cardiacă*.

Sistola asigură golirea inimii, iar diastola umplerea ei cu sînge.

Evoluția reală a unui ciclu cardiac cuprinde o secvență amplă de fenomene mecanice, biochimice, biofizice etc. Explorarea lor se face pe baza unor tehnici complexe și variate, pe baza cărora se poate închea o imagine cît mai complexă a funcționării inimii.

Variațiile de volum și de presiune, intracardice înregistrate cu ajutorul sondelor cardiace Chauveau și Marey (fig. 190) sau acelea ale

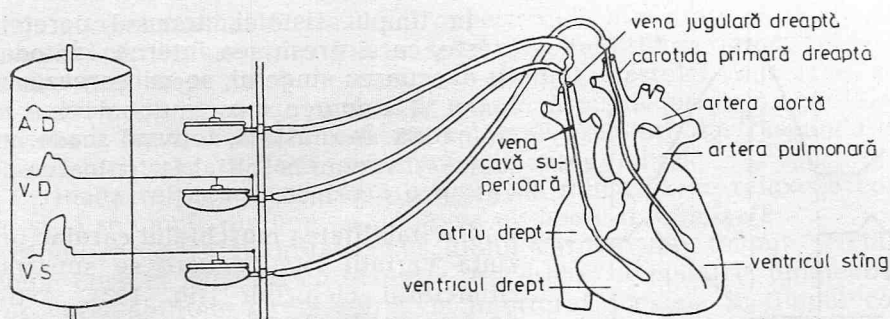


Fig. 190. Înregistrarea variațiilor de volum și presiune intracardiace cu ajutorul sondelor Chauveau și Marey.

tonusului mușchiului cardiac, sub forma cardiogramelor (fig. 191), oferă posibilitatea unei analize mai exacte a ciclului cardiac: acesta începe cu sistola atrială careia îi urmează diastola atrială, sistola ventriculară, diastola ventriculară și apoi repaus total al inimii.

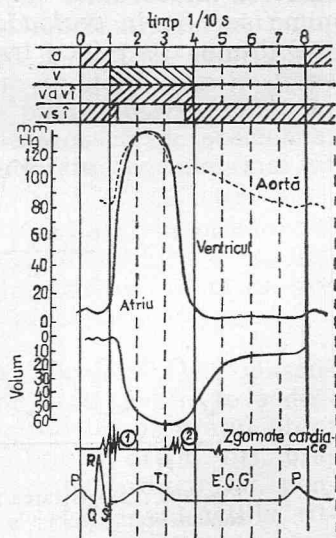
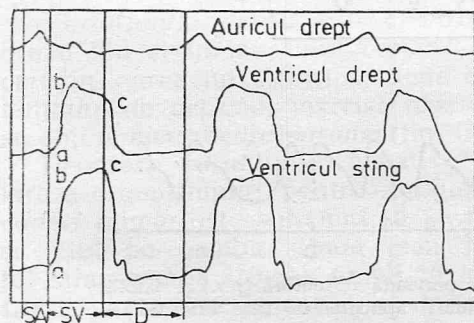
Ciclul cardiac al inimii de broască sau de pește, începe cu o contracție a sinusului venos, apoi sistola atrială, diastola atrială, sistola ventriculară, diastola ventriculară și se termină cu repausul total.

Pentru inima de om adult, cu frecvența de 75 bătăi într-un minut, durata unei revoluții cardiace este de 0,8 s: sistola atrială de 0,1 s iar diastola de 0,7 s; sistola ventriculară de 0,3 s iar diastola de 0,5 s. Deci din cele 0,8 s timpul de contracție sumează 0,4 s iar cel de relaxare tot 0,4 s, deși considerate separate, atât pentru atriul cât și pentru ventricule, timpul de relaxare este mai lung decât cel de contracție (fig. 192). În cursul perioadelor când frecvența bătăilor crește, se scurtează timpul de relaxare.

Fig. 191. Cardiogramă, la mamifere.

Fig. 192. Schemă sintetică cuprinzând principalele fenomene ce se petrec în mușchiul cardiac în cursul ciclului cardiac :

a — sistolă atrială; v — sistolă ventriculară; vav — valvule atrio-ventriculare închise; vst — valvule sigmoide închise; P — presiunea și V — volumul în ventriculul stâng.



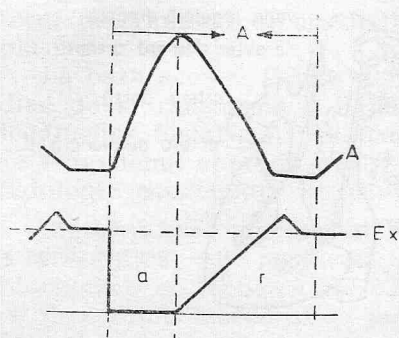


Fig. 193. Variația excitabilității mușchiului cardiac (Ex), în timpul ciclului cardiac (A):

a — perioada refractară absolută; r — refractară relativă.

În timpul sistolei, tonusul peretelui crește, ca și presiunea internă, iar odată cu evacuarea singelui, se micșorează volumul și culoarea mușchiului devine roșie-palidă. În diastolă, tonusul scade, volumul își revine la inițial iar culoarea devine roșie-aprinsă.

Excitabilitatea mușchiului cardiac prezintă variații ritmice care se suprapun ritmicității ciclurilor (fig. 193). Astfel, dacă se excită electric o inimă de broască (în condiții tehnice adecvate) răspunsul este diferit după faza ciclului când s-a aplicat excitantul:

a) excitarea în oricare moment a sistolei, nu determină nici o modificare în evoluția ciclului (fig. 194).

b) excitarea în timpul diastolei, determină o contracție suplimentară, numită *sistolă suplimentară*, după care urmează *repausul compensator* — un timp egal cu un ciclu întreg — după care se reiau bătăile normale (fig. 194). Înălțimea contracțiilor suplimentare — a extrasistolelor — este cu atât mai mare cu cât excitația se face mai către sfârșitul diastolei (fig. 194). Dacă se lucrează cu un excitant a cărui intensitate are valoare liminală, răspunsul este în parte schimbat și anume: excitarea în timpul sistolei nu modifică activitatea inimii; excitarea în cursul diastolei de asemenea nu schimbă activitatea inimii; dar excitarea la sfârșitul diastolei, în timpul repausului total al inimii, are drept urmare apariția unei extrasistole. Aceasta arată, ca și primele experiențe de altfel, că în timpul unui ciclu cardiac excitabilitatea miocardului scade; scăderea este totală în timpul sistolei — inima se află în *perioada refractară absolută*; în timpul diastolei excitabilitatea se reface treptat, în așa fel încât la sfârșitul diastolei ea

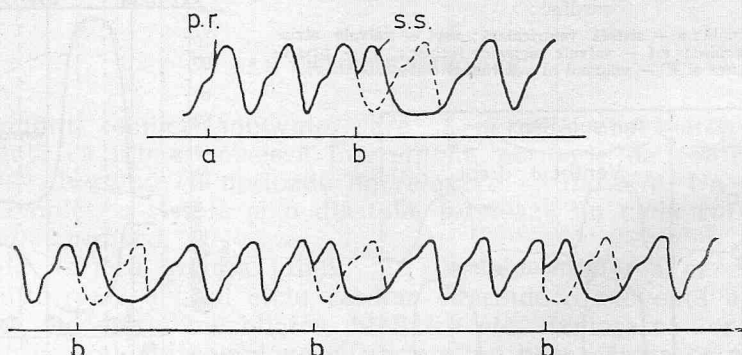


Fig. 194. Înregistrarea fenomenelor de perioadă refractară ($p.r.$) și sistolă suplimentară ($s.s.$); a și b — stimulări aplicate în faze diferite ale ciclului cardiac.

atinge nivelul normal (v. fig. 19⁷); experiențele mai arată că la sfârșitul diastolei, pentru un timp foarte scurt, excitabilitatea atinge chiar o valoare mai mare decât normalul. În timpul diastolei, inima se află într-o *perioadă refractară relativă*: ea nu răspunde printr-o sistolă suplimentară dacă excitantul este de valoarea pragului, dar răspunde din ce în ce mai puternic dacă excitantul este supraliminal.

Perioada refractară absolută asigură ca inima să se relaxeze complet și să se umple din nou cu sânge: ea nu poate fi tetanizată.

Modificările excitabilității mușchiului cardiac din timpul ciclului trebuie puse în legătură cu evoluția proceselor biochimice, bioelectrice și de permeabilitate ce se petrec în interiorul acesteia în timpul contracției sale.

Modificări asemănătoare celor descrise mai sus la inima vertebratelor s-au putut evidenția și la inima nevertebratelor.

Semnele externe ale funcționării inimii. Zgomotele cardiace. Fiecare ciclu cardiac este însoțit de două zgomote caracteristice, care se aud foarte bine atunci când se lipește urechea de peretele cutiei toracice în regiunea inimii; acestea pot fi și vizualizate dacă se utilizează un microfon racordat la un înregistrator adecvat — se obține o *fonocardiogramă* (v. fig. 192). Primul zgomot lung și grav se aude la începutul sistolei ventriculare — *zgomotul sistolic* — dat de vibrația valvulelor arterio-ventriculare, în timpul închiderii bruște a lor și de către musculatura peretelui ventricular la începutul sistolei acestuia. Al doilea zgomot scurt și clar — *zgomot diastolic* — se aude la începutul diastolei ventriculare, în momentul când masa de sânge din aortă cade înapoi peste valvulele sigmoide și le închide brusc. Zgomotele inimii indică durata sistolei ventriculare și au importanță mare în clinică.

Socul apexian. În timpul sistolei ventriculare, inima suferă o ușoară schimbare de poziție în cavitatea toracică: o mișcare de răsucire de la stînga la dreapta și dinapoi înainte în jurul axului său longitudinal, în așa fel încît vîrfurile ventriculului stîng, întărit, vine în contact mai întîm și apasă peretele toracic, pentru un timp foarte scurt, deformîndu-l ușor. Aceasta se poate simți prin palparea în dreptul celui de al cincilea spațiu intercostal, stîng, la două degete de stern, cam în dreptul mamelonului stîng — *socul apexian*. El se poate observa chiar cu ochiul liber la oamenii slabi. Se vede bine și la broască; de asemenea, se poate înscrie grafic cu ajutorul unor cardiografe speciale (mai cu ușurință la câini și iepuri).

Variațiunile electrice — electrocardiogramele. Ca și în oricare alt organ viu și în mușchiul cardiac în contracție se produce o modificare în starea lui electrică: unda de contracție este precedată de *potențialul de acțiune*; înscrisă grafic, cu ajutorul electrocardiografelor, se obține *electrocardiograma* (fig. 195).

Deoarece variațiunile negative se transmit în toată masa musculară a organismului, pentru înregistrarea lor nu este nevoie de a descoperi inima; este suficient să se lege un electrod lat pe brațul drept și altul pe gamba stîngă (sau brațul stîng-brațul drept, ori brațul stîng-gamba stîngă), ambii în legătură cu electrocardiograf, pentru a se înscrie potențialele de acțiune ce însoțesc contracțiile ritmice ale inimii (fig. 196)

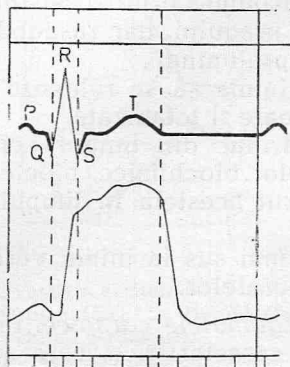


Fig. 195. Electrocardiograma raportată la fazele ciclului cardiac.

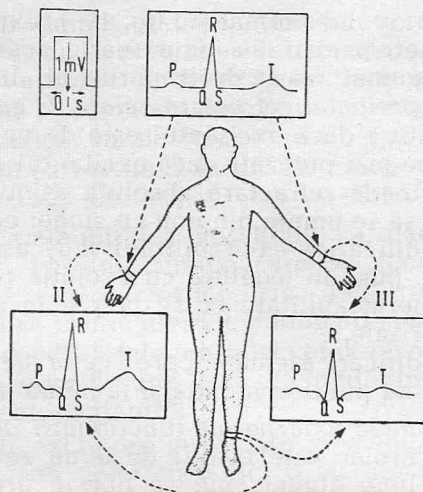


Fig. 196. Schema celor trei posibilități de înregistrare a ECG la om și curbele înregistrate.

Pe grafic (fig. 195) se disting cinci elemente, notate cu literele P, Q, R, S, T. Această curbă polifazică este formată din două complexe: complexul auricular P și complexul ventricular QRST, care constă, la rândul său, din complexul rapid QRS și cel lent T. În majoritatea cazurilor, undele PRT, au o direcție pozitivă, iar Q și S negativă. După majoritatea autorilor, vârful P reflectă începutul sistolei auriculare, vârful undei R începutul sistolei ventriculare, iar vârful undei T sfârșitul sistolei ventriculare. Intervalul dintre P și Q corespunde perioadei de trecere a excitației de la atri la ventricule pe calea de conducere a țesutului nodal.

Electrocardiograme s-au putut înscrie și la inima de *Helix* sau de *Anodonta*, grafice cu caracter complex, care conțin atât componente rapide, cât și lente.

Studiul semnelor externe ale funcționării inimii are importanță practică în medicina umană și veterinară.

Automatismul inimii. O inimă complet denervată continuă să se contracte ritmic. Inima unui animal poikiloterm (broască, broască țestoasă), scoasă din organism și irigată cu o soluție fiziologică oxigenată, continuă să se contracte aproape în același ritm ca și în organism; condiția de bază este ca perfuzia să se facă cu o soluție salină care să aibă o presiune osmotică și o compoziție ionică asemănătoare cu a sîngelui, și să fie bine oxigenată și să conțină glucoză. De asemenea, trebuie să se realizeze și o presiune hidrostatică egală cu cea din organism. Profesorii Athanasiu L. și Grădinescu A. au reușit să mențină în cavitate o inimă de broască timp de 30 zile, iar A. Carell a reușit să mențină în viață, în cultură de țesuturi, fibroblaste dintr-o inimă de pui, mai mult de 35 ani.

Această activitate ritmică a inimii se datorește unui *automatism* propriu. Diferitele cavități ale inimii au grade diferite de automatism.

La inima de broască, ventriculul are un grad de automatism mai mic decît atriile, iar acestea mai mic decît sinusul venos; la inima de mamifere, automatismul cel mai ridicat îl are peretele atriului drept, la locul de vărsare a venelor cave, iar cel mai coborît îl are peretele ventricular.

Inima vertebratelor inferioare are un grad de automatism mai mare decît inima vertebratelor superioare: inima de broască și-a menținut activitatea „in vitro” timp de 33 zile, pe cînd cea de mamifere doar cîteva ore.

Cui se datorește automatismul cardiac? În masa de țesut muscular cardiac, în anumite regiuni ale acestuia, la broască se află aglomerări de celule nervoase (ganglionare) care formează adevărați ganglioni: în peretele sinusului venos (ggl. Remack), în peretele interatrial (ggl. Ludwig) și în peretele atrio-ventricular (ggl. Bidder). Acești ganglioni sînt legați între ei prin fibre nervoase.

Rolul principal în realizarea automatismului inimii de broască îl are ggl. Remack; de aci pornește excitația, care trece apoi la atri și ventricul. Aceasta se poate demonstra experimental prin așa-numitele *legături ale lui Stannius* (fig. 197) (ele se vor discuta și verifica în cadrul lucrărilor practice).

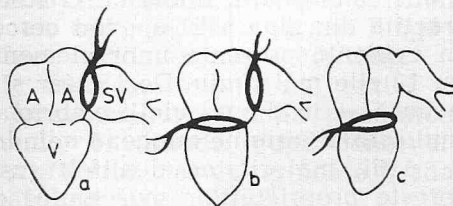
Analizînd rezultatele obținute prin legăturile Stannius se poate spune că: ggl. Remack are un grad de automatism ridicat; impulsul nervos pornit de la acesta, trece mai departe prin sistemul ganglionar și se răspîndește în tot restul inimii; de asemenea ggl. Bidder prezintă și el un grad de automatism însă mult mai slab decît cel al ggl. Remack; în ceea ce privește ggl. Ludwig, după Cyon (1900), acesta nu prezintă nici un grad de automatism — el ar exercita o acțiune reglatoare a frecvenței și forței contracțiilor cardiace și chiar o acțiune de oprire a lor.

La mamifere, țesutul muscular de tip embrionar, împreună cu celulele nervoase ganglionare — *țesutul nodal* — joacă rolul de inițiator al impulsului contractil, de conducere a acestuia în toată masa miocardului și de integrare a funcționării fiecărui compartiment în activitatea întregului sistem cardiac (fig. 198).

Impulsul normal de contracție ia naștere la nivelul nodulului Keith—Flack; de aici difuzează în peretele atriului drept și în acela al atriului stîng unde inițiază contracția peretelui muscular, începînd din zona de vărsare a venelor (cave pentru atriul drept; pulmonare pentru atriul stîng); sistola atriului stîng începe cu o întîrziere de 0,02 secunde față de aceea a atriului drept din cauza drumului mai lung de străbătut de impulsul excitator. În același timp, în decursul a

Fig. 197. Schema celor trei legături Stannius (a, b, c):

SV — sinus venos; A — atri; V — ventricul.



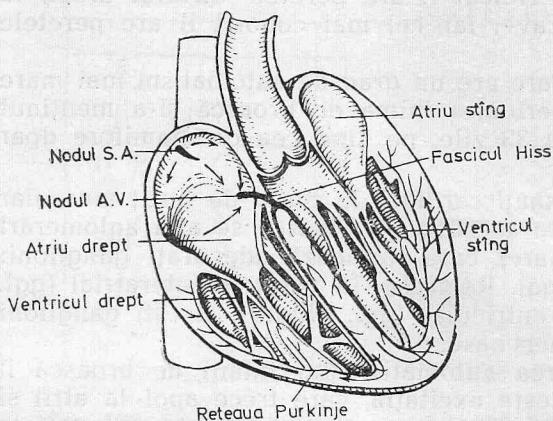


Fig. 198. Schema repartiiției țesutului nodal în inima mamiferelor și direcția propagării excitației.

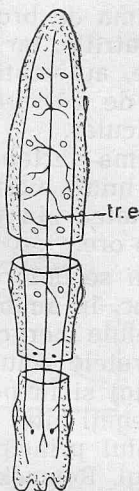


Fig. 199. Inima de *Limulus* cu trunchiul nervos epicardiac (tr.e.).

0,013 s, unda de excitație ajunge la nodulul Aschoff—Tawara și de aici trece în fasciculul His, în cele două ramuri ale sale la suprafața peretelui interventricular, pînă la vîrfurile inimii unde difuzează apoi în rețeaua Purkinje și la musculatura care se contractă — începe sistola ventriculară în momentul în care s-a terminat sistola atrială. (Unda de contracție se propagă în pereții ventriculilor de la vîrf spre baza inimii.)

După îndepărtarea nodulului Keith—Flack, se constată că ritmul de contracție al inimii se rărește, dar continuă regulat datorită automatismului mai scăzut al nodulului Aschoff—Tawara.

Problema automatismului inimii a fost și este mult discutată în fiziologie; unii admit și susțin că automatismul se datorește elementelor nervoase intrinsece — aceștia au fost numiți *neurogeniști*. Se citează, de obicei, inima de *Limulus* pentru a demonstra justetea teoriei neurogene a automatismului cardiac. Inima acestui animal are un trunchi nervos epicardiac; dacă o secționăm transversal în trei segmente (fig. 199), constatăm că fiecare continuă să se contracte ritmic; dacă îndepărtăm complet trunchiul nervos epicardiac, contracțiile se opresc. Este suficient ca această inimă să fie umplută cu sînge pentru ca să-și reia activitatea contractilă ritmică.

Lucrările lui Carlson au arătat încă din 1909 că, în cursul vieții embrionare, inima de *Limulus* își începe activitatea ritmică contractilă din ziua a 21-a, cînd cercetările histologice nu au putut pune în evidență prezența unor elemente nervoase proprii — acestea apar cu 12 zile mai tîrziu. Deci chiar și la inima de *Limulus* există în ontogeneză — în timpul vieții embrionare — o perioadă în care automatismul este de origine miogenă neîndoielnică.

Alții, majoritatea de altfel, susțin că automatismul inimii se datorește proprietăților mușchiului cardiac și în special celulelor mus-

culare de tip embrionar — aceștia sînt *miogeniștii*. În sprijinul părerii lor ei aduc o serie de date: a) contracțiile inimii apar în perioada embrionară înainte de pătrunderea în ea a oricărui element nervos; b) în culturi de țesuturi, fibrele musculare cardiace se contractă ritmic fără a avea vreun element nervos.

Ținînd seama de numeroasele date de anatomie comparată, Prosser (1942) consideră că la moluște și la vertebrate automatismul cardiac are un caracter miogen, iar la artropode are un caracter neurogen. El își bazează această împărțire pe următoarele fapte:

a) centrii automați ai punctelor conducătoare (puncte nodale) au o origine musculară; celulele nervoase cuprinse în acestea au pătruns aici mai tîrziu, migrînd pe traiectul fibrelor nervoase ce se distribuie la mușchiul cardiac și formînd aici ganglionii nervoși intracardiaci; b) în inima moluștelor nu s-au descoperit celule nervoase intrinsece, care să joace rolul punctelor automate; c) în inima artropodelor se găsesc întotdeauna celule nervoase intracardiace.

La animalele adulte, procesul complex al activității automate ritmice a inimii este urmarea acțiunii atît a elementelor musculare de tip embrionar, cît și a elementelor nervoase — este, cu alte cuvinte, un proces complex mio-neurogen, strîns legat de metabolismul substanțelor în mușchiul cardiac.

Ca excitant natural al automatismului cardiac se consideră anumiți produși — *automatine* — care apar în metabolismul țesutului nodal și care au acțiune stimulatorie specifică chiar asupra acestuia. Astfel, extracte apoase de țesut nodal pot provoca un ritm de contracție regulat în porțiuni de mușchi cardiac care au un ritm neregulat și rar. Prin încălzirea la $+60^{\circ}\text{C}$ ele își pierd capacitatea stimulatorie; prin adăugare de acetilcolină sau de adrenalină, ele își recapătă total acțiunea stimulatorie asupra inimii.

Puterea stimulatorie a automatinelor cardiace sau a substanțelor normale de catabolism cere însă o serie de condiții pentru menținerea unui automatism regulat; presiunea hidrostatică normală a lichidului circulant, temperatură constantă asemănătoare celei a sîngelui, echilibrul ionic fiziologic și o oxigenare permanentă.

Care este semnificația automatismului și importanța sa în funcționarea inimii „in situ”?

Friedenthal (1902), secționînd la cîine toți nervii extrinseci (prin extirparea ganglionilor cervicali inferiori și primul toracic, secționarea filetelor cardiace ale nervilor vagi cu păstrarea filetelor pulmonare, esofagiene și gastrice ale acestuia), reducînd deci funcționarea inimii la activitatea sa automată, a constatat că funcția circulatorie nu pare să fie tulburată la animalul în repaus. Dacă însă face un travaliu, inima nu se poate adapta nevoilor circulatorii crescute; deficiența funcțională apare clar. Ciinele nu poate merge o distanță mai lungă — el cade epuizat; ritmul cardiac rămîne neschimbat tot acest timp.

Experiența lui Friedenthal lămurește rolul intervenției inimii. Fără îndoială inima „in situ” poate asigura funcția circulatorie fără influențele nervoase și hormonale extrinsece; după denervarea inimii, circulația continuă la nivel satisfăcător, dar ea nu poate fi adaptată nevoilor organismului în activitate crescută.

4.3.2. CIRCULAȚIA SINGELUI PRIN INIMA

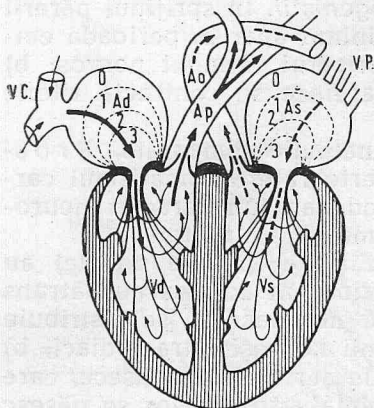


Fig. 200. Schema circulației sîngelui prin inima mamiferelor (săgețile):

Ao — aorta; Ap — artera pulmonară; VC — venele cave; VP — venele pulmonare; Ad și As — atrii drept și stîng; Vd — și Vs — ventriculele drept și stîng; 0, 1, 2, 3 — poziții succesive ale peretelui atrial în cursul sistolei.

Inima funcționează ca două corpuri de pompă interpuși între trunchiurile venoase mari (vene cave și vene pulmonare) din care aspiră sîngele și trunchiurile arteriale (pulmonar și aortic) în care împinge sîngele. Deși, din punct de vedere mecanic, inima dreaptă poate funcționa independent de inima stîngă, ele formează totuși un sistem unitar cu o funcționare sincronizată (fig. 200).

Fluxul sanguin este perfect direcționat în ambele jumătăți ale inimii dinspre vene și spre artere, datorită prezenței și funcționării sistemelor de valvule (valvulele atrio-ventriculare și cele de la baza trunchiurilor arteriale) și a felului în care evoluează fiecare ciclu cardiac: sistolă atrială — diastolă atrială — sistolă ventriculară — diastolă ventriculară.

Umplerea și golirea atrilor. (Analiza privește inima dreaptă; ceea ce este diferit la inima stîngă va fi subliniat pe parcurs.)

Umplerea atriului începe odată cu diastolă acestuia și este rezultatul conlucrării unui complex de factori:

aspirația atrială — forța negativă ce ia naștere în lumenul atrial ca urmare a măririi volumului intern al acestuia prin revenirea peretelui la poziția de la începutul sistolei; acest fenomen se face pe seama tensiunii elastice înmagazinată în fibrele musculare atriale în timpul sistolei, pe seama aspirației toracice și datorită coborîrii peretelui atrio-ventricular în cursul sistolei ventriculului.

fluxul de sînge venos din venele cave împins înspre atriul drept.

aspirația ventriculară, în jumătatea a doua a diastolei atriale.

Golirea atriului se face în cursul sistolei pe baza diferenței de presiune ce se creează între atriu și ventricul, a cărei valoare poate să atingă 2,5 mmHg la cal. Deși la trecerea din venele cave (sau pulmonare) în atriul drept (respectiv în cel stîng) nu există un sistem valvular, refularea sîngelui din atriu în venele cave (sau pulmonare) este împiedicată, pe de o parte de masa de sînge din acestea, iar pe de altă parte de faptul că unda de contracție atrială începe în regiunea de vărsare a venelor și se propagă înspre deschiderea atrio-ventriculară.

Umplerea și golirea ventriculelor este un fenomen mult mai complex decît acela al atrilor.

Umplerea ventriculelor are loc în timpul diastolei acestora și se face în două etape:

umplerea pasivă se face prin aspirația sîngelui din atriu datorită depresiunii intra-ventriculare ce se creează odată cu începutul diastolei ventriculare, pe baza tensiunii elastice a musculaturii peretelui înmagazinată în cursul sistolei și a aspirației toracice; viteza fluxului sanguin este mare în primii timpi ai umplerii și scade pe măsură ce presiunea intraventriculară se apropie de cea intra-atrială; valvulele tricuspide și bicuspidă (mitrală) sînt deschise; valvulele semilunare și sigmoide sînt închise;

umplerea activă se face în timpul sistolei atriale, pe seama energiei mecanice dezvoltată de musculatura atrială; în funcție de cantitatea de sînge pompat de atriu și de presiunea acestuia, are loc mărirea volumului ventricular prin extinderea fibrelor miocardice.

Golirea ventriculelor se face pe seama energiei mecanice dezvoltată de contracția musculară ventriculară, care egalează și întrece rezistența opusă de coloana de sînge ce umple trunchiul arterial corespunzător și tensiunea peretelui elastic al acestuia.

Sistola ventriculară începe și evoluează un timp în condiții în care scurtarea fibrelor miocardice nu este posibilă din cauză că atât valvulele atrio-ventriculare cît și cele de la baza arterelor sînt închise, iar lichidul de interior, sîngele, nu este comprimabil; aceasta este o *fază de contracție izometrică* a musculaturii ventriculare, cînd forța dezvoltată de mușchii în contracție este transferată, sub formă de presiune hidrostatică lichidului din interior: peretele apasă asupra lichidului și acesta, la rîndul lui, apasă asupra peretelui.

Din momentul în care presiunea intraventriculară întrece presiunea intra-arterială (peste 25 mmHg) pentru ventriculul drept și peste 75 mmHg pentru cel stîng), valvulele semilunare și respectiv cele sigmoide, sînt îndepărtate una de cealaltă și sîngele din ventricule este împins peste cel din artere. Contracția musculaturii ventriculare devine de tip auxotonic. Presiunea sîngelui injectat crește pe măsură ce sistola se realizează; la fel crește și presiunea în artere (50 mmHg în artera pulmonară și 150 mmHg în artera aortă). În condiții fiziologice, golirea ventriculelor durează 0,2 secunde.

În diastola ventriculară, musculatura se relaxează, presiunea intraventriculară scade rapid și sub acțiunea presiunii ridicate a sîngelui din cele două artere, valvulele semilunare și cele sigmoide sînt închise brusc. Pentru un timp scurt, fiecare ventricul devine din nou o cameră închisă pînă ce are loc deschiderea valvulelor atrio-ventriculare și trecerea sîngelui din atri în ventricule.

4.3.3. PARAMETRII FUNCȚIONĂRII INIMII

Frecvența ciclurilor cardiace. În condiții fiziologice, frecvența ciclurilor cardiace poate fi influențată de un număr însemnat de factori.

La animalele poikiloterme, *temperatura*, mediului ambiant are o influență puternică. Astfel, la broască în mediul de 20°C este de 40—60 c/min; în cursul amorfirii de iarnă, la 1—2°C, este doar de cîteva cicluri într-o oră.

La homeoterme, în condiții fiziologice asemănătoare, frecvența este o *caracteristică a speciilor* și valoarea ei este inversă aceleia a taliei; elefantul are 25—28 c/min, leul 40, calul 36—40, boul 45—50, oaia 70—80, ciinele 80—100, iepurele 120, gîsca 110, porumbelul 128, vrabia 140 c/min.

În cadrul aceleiași specii variază cu *vîrsta*: copilul nou născut are 134 c/min, iar adultul 70 c/min; mînzul la naștere are 162 c/min, la 3 luni 70 c/min, la 1 an 50 c/min, după 4 ani 36 c/min; purcelul are 105 c/min, porcul adult 58 c/min. Cu *starea fiziologică*: marmota vara are 90 c/min, în hibernație 10 c/min; omul, înainte de masă 72 c/min, în prima oră după masă 80 c/min, iar în inaniție 55 c/min. Cu *efortul muscular*: calul în repaus 40 c/min, după 5 minute la pas 55 c/min, după 5 minute la trap 78 c/min iar după 5 minute la galop 98 c/min.

Debitul cardiac. La fiecare bătaie a inimii, atît ventriculul drept cît și cel stîng expulzează în arterele corespunzătoare cîte 70 ml sînge; această cantitate de sînge se numește *volum sistolic*. Dacă se multiplică această valoare cu 70 — care este frecvența ciclurilor — se obține o valoare de 4900 ml sînge pulsant pe fiecare ventricul al inimii într-un minut sau cum s-a numit *minut-volumul inimii*.

Minut-volumul inimii se modifică în funcție de activitatea organismului, după nevoile în oxigen și metaboliți a țesuturilor și celulelor în activitate intensă, cum este cazul în cursul unui exercițiu fizic. Creșterea se face, de obicei, prin creșterea frecvenței. La oamenii antrenați la efort fizic sau la animalele de povară ori la cele antrenate la efort, creșterea se face mai ales pe seama măririi volumului sistolic, care poate atinge valoarea de 200 ml sînge sau chiar 250 ml, ceea ce corespunde unui minut-volum de 15—16 litri/min.

Travaliul inimii. Împingînd sîngele în aortă, împotriva unei rezistențe reprezentată de către coloana de sînge sub presiune, care există în aceasta, la fiecare ciclu cardiac ventriculul stîng face un travaliu mecanic. Valoarea acestuia poate fi calculată după formula:

$$Tr = QR + \frac{mv^2}{2g}$$

în care:

- Q este volumul sistolic, în ml
- m — masa sîngelui deplasat în grame
- v — viteza medie în aortă
- R — presiunea arterială medie

Produsul QR măsoară energia potențială dezvoltată de către ejecția sistolică; această energie este folosită la destinderea vaselor elastice: aorta și ramurile mari ale acesteia. Valoarea lui pentru un volum sistolic de 80 ml și o presiune medie de 100 mmHg, este: $(0,1 \text{ m} \times 13,6 = 1,36 \text{ m de H}_2\text{O})$

$$QR = 80 \times 1,36 = 109 \text{ gm}$$

Termenul $mv^2/2g$ corespunde energiei cinetice dezvoltate; pentru o viteză medie de 0,5 m/s, valoarea termenului este de:

$$\frac{mv^2}{2g} = \frac{80 \times 1/4}{2 \times 9,8} \text{ gm} = 1 \text{ gm}$$

În total trawaliul ventricular stîng pentru fiecare contracție este de 110 gm.

Pentru omul în repaus, factorul cinetic este de importanță minimă în cadrul trawaliului total efectuat de ventriculul stîng.

În timpul exercițiului fizic, valoarea lui se mărește, reprezentînd 1/7 din valoarea trawaliului total. Pentru o valoare a vitezei de 2,5 m/s, volumul sistolic 180 ml și presiunea arterială medie de 120 mmHg (sau 1,65 m de H₂O)

$$QR + \frac{mv^2}{2g} = 180 \times 1,65 + \frac{180 \times (2,5)^2}{2 \times 9,8} = 298 + 50 = 350 \text{ gm}$$

pentru fiecare ciclu cardiac.

Inima dreaptă furnizează, în cursul aceleiași exercițiu, un trawaliu numai de 110 gm/pentru un ciclu cardiac.

În întregime, inima face un trawaliu:

$$350 + 110 = 460 \text{ gm/pentru un ciclu.}$$

În timp de un minut, la frecvența de 180 c/min, trawaliul mecanic total este:

$$460 \text{ gm} \times 180 \text{ c/min} = 8280 \text{ gm/min} = 83 \text{ kgm/min.}$$

Randamentul inimii, după un calcul mediu, este de 16—17%.

Cheltuiala enetică zilnică a inimii este de 127—140 Kcal.

Din cei 288—300 l O₂ cît consumă aproximativ un om în 24 ore, 28—29 revin inimii, ceea ce reprezintă 8—9%.

Legea cordului Formulată de către Starling încă din 1915, această lege arată că forța de contracție a ventriculelor este în funcție de alungirea fibrelor musculare ale acestora la sfîrșitul diastolei. În consecință dacă volumul ventricular este mărit la sfîrșitul diastolei, sistola ventriculară va dezvolta o forță de ejectare mai mare și o cantitate mai mare de sînge va fi împinsă în aortă, ceea ce asigură adaptarea debitului cardiac la nevoile circulatorie crescute: în primul rînd printr-un mecanism propriu cardiac.

Legea cordului a lui Starling se bazează pe datele experimentale obținute cu ajutorul preparatului biologic „inimă-plămîni” izolat și ea poate fi reprezentată grafic ca în figura 201.

În condițiile din organism, datorită influențelor nervoase vegetative, forța de contracție a fibrelor musculare ventriculare se modifică (scade sub acțiunea nervilor vagi și crește sub acțiunea simpaticului în așa fel încît curba tensiunii în raport cu extensia inițială se schimbă la un alt nivel; același lucru se poate întîmpla și sub acțiunea hormonilor circulanți.

În condițiile din organism deci, mecanismul cardiac propriu de adaptare a for-

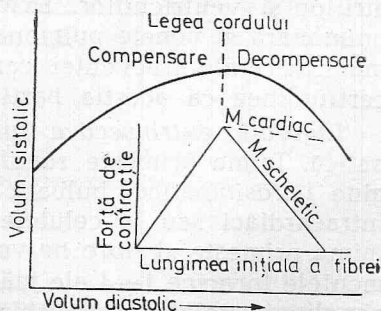


Fig. 201. Legea cordului reprezentată grafic.

ței de contracție în funcție de extensia inițială a fibrelor ventriculare, este supus controlului și corecturii centrilor nervoși regulatori — integratori prin intermediul sistemului nervos vegetativ sau prin intermediul hormonilor.

4.3.4. REGLAREA FUNCȚIONĂRII INIMII

Într-o anumită etapă a dezvoltării ontogenetice se stabilește o legătură între activitatea automată, ritmică a inimii și mecanismul neuro-endocrin regulator-integrator. Din momentul stabilirii acestei legături, activitatea automată a inimii se modifică în permanență în concordanță cu nevoile circulatorii ale organismului.

Adaptarea funcționării inimii se face printr-un mecanism complex de reglare, nervos și umoral, extinsec, a cărui activitate este subordonată unui sistem de centri nervoși.

4.3.4.1. Reglarea nervoasă

Frecvența cardiacă și debitul cardiac sînt reglate prin „reflexul Beinbridge”, un mecanism de control cu efect „retrospectiv negativ”. Acest autor a arătat în 1915 că injectarea intravenoasă de sînge sau de soluție fiziologică produce o tahicardie abolită de secționarea bilaterală a vagilor; acest efect este posibil dacă se admite că există receptori de extensie în peretele atriilor, a căror excitare prin extindere accelerează în mod reflex inima și remediază astfel supraumplearea venoasă.

Astăzi se știe că, distensia venoasă prin perfuzie intravenoasă, poate fie să mărească, fie să diminueze frecvența cardiacă după nivelul existent la acestui parametru: dacă, la ciine, frecvența este inferioară la 130 c/m — ceea ce corespunde frecvenței optime pentru un debit maxim — perfuzia venoasă produce o accelerare a ciclurilor cardiace; dacă este superioară valorii de 130 c/m, se produce o încetinire.

La reglare mai participă și alte reflexe cu originea în receptorii atriilor și ventriculilor. Extensia receptorilor din atriul stîng, artera pulmonară și venele pulmonare, ca și a acelor din ventricule, produc modificări ale frecvenței cardiace, fără să se poată afirma cu toată certitudinea că aceștia participă la controlul fiziologic al circulației.

Inervația extrinsecă a inimii, este vegetativă parasimpatică și simpatică. Inima primește ramificații ale nervilor *pneumogastrici* de origine parasimpatică, bulbară care se termină la celulele ganglionilor intracardiaci sau la celulele țesutului nodal (fig. 202). De asemenea, inima primește și fibre nervoase simpatice care își au originea în segmentele toracice 1—4 ale măduvei spinării; acestea au făcut sinapsă în ganglionii stelați (unele chiar în ganglionii cervicali mijlocii și superiori) iar de aici fibrele postganglionare lungi se distribuie la inimă, fie în structura vagilor, fie în peretele vaselor sanguine și se termină

direct la fibrele musculare cardiace. La acestea se adaugă și altele, tot de origine simpatică, cu acțiune trofică, ce măresc forța contracțiilor.

Impulsurile nervoase au o acțiune antagonistă: cele parasimpatice sînt inhibitoare iar cele simpatice sînt stimulator; în funcție de predominanța unora dintre ele se modifică și activitatea inimii; totuși trebuie să subliniem faptul că impulsurile parasimpatice — vagale — sînt determinante.

Impulsurile parasimpatice — vagale. La broască, se descoperă inima și vagul stîng apoi acesta din urmă se excită cu un curent de bobină: se observă că bătăile inimii se opresc pentru ca după încetarea excitației să se reia (fig. 203, a). Cînd intensitatea excitantului este relativ mică, are loc doar o rărire și o micșorare a amplitudinii bătăilor (fig. 203, b). Efectul excitării vagului este caracterizat ca: *inotrop negativ* și *cronotrop negativ*.

Experiențe asemănătoare se pot face și la mamifere (la ciine, la iepure) cu ajutorul preparatului „inima în coșuleț”; rezultatele se însciu, în general, în cadrul celor prezentate mai sus.

În toate experiențele de mai sus, prin excitație s-au întărit impulsurile ce se transmit la inimă în mod permanent pe calea nervilor vagi.

Atunci cînd timpul de excitație se prelungește și intensitatea excitantului este destul de mare, se observă cum, inima oprită pentru un timp, își reia activitatea pulsatilă deși excitarea vagului continuă — este fenomenul de „ieșire a inimii de sub acțiunea inhibitoare a vagului” (fig. 203, c).

Acțiunea inhibitoare a inervației parasimpatice se manifestă în mod deosebit la diferitele specii de animale, în funcție de mărimea inimii lor; la cele cu inima mică (iepure de casă, găină) după secționarea vagilor, efectul accelerator este cu mult mai slab decît la cele cu inima mare (porumbel, iepure), la care și frecvența este mai mică.

În ontogeneză, acțiunea inhibitoare apare numai după mielinizarea fibrelor vagului și concomitent cu formarea tonusului normal al centrului vagului din bulb; timpul acesta la căței corespunde celei de a 10—12-a zi de viață postnatală.

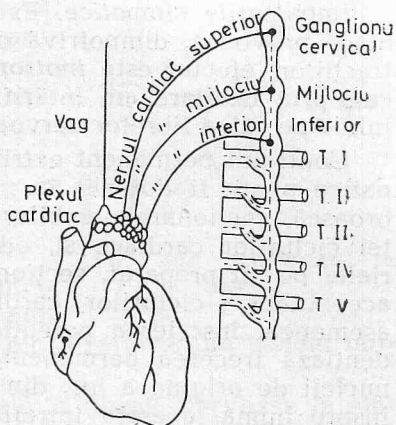


Fig. 202. Inervația extrinsecă a inimii (după V. Ranga):

T. I — T. V — primele perechi de ganglioni vegetativi din lanțul vertebral

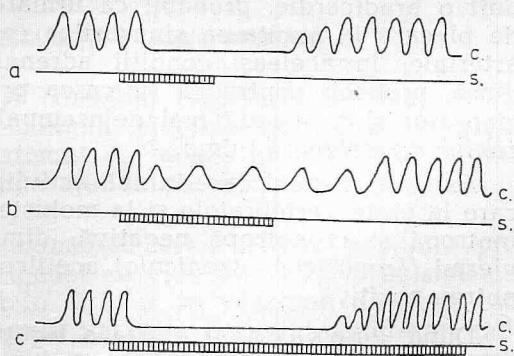


Fig. 203. Acțiunea excitării vagului asupra inimii de broască.

Impulsurile simpatice. Excitarea fibrelor nervoase simpatice cardiace provoacă, dimpotrivă o mărire a frecvenței și amplitudinii contracțiilor; efectul este *inotrop pozitiv* și *cronotrop pozitiv*. Și în acest caz, prin excitare am întărit impulsurile care vin în mod obișnuit la inimă pe calea fibrelor nervoase simpatice.

Controlul permanent extrinsec prin eferențele parasimpatice și simpatice poate fi dovedit în mod experimental. Astfel, la ciine sau la broască, secționarea ambilor vagi este urmată de creșterea frecvenței ciclurilor cardiace și, odată cu aceasta, creșterea presiunii arteriale; pe alt preparat, secționarea fibrelor simpatice determină răirirea accentuată a ciclurilor cardiace și scăderea presiunii arteriale. De asemenea, înscrierea potențialelor de acțiune ale nervilor vagi, evidențiază trecerea permanentă prin aceștia a unor impulsuri dinspre nucleii de origine a lor, din bulbul rahidian (*centrul cardio-inhibitor*) înspre inimă; acestea întrețin un *tonus vagal* permanent care reprezintă factorul principal regulator al activității cardiace.

Centrii nervoși cardioinhibitori și cardioacceleratori. Nervii vagi și fibrele simpatice discutate mai sus, reprezintă calea eferentă a unor arcuri reflexe nervoase cu centrul fie în bulbul rahidian — *centrul cardioinhibitor* — fie în primele segmente toracice ale măduvei spinării, *centrul cardioaccelerator*. Căile aferente sînt reprezentate de către nervii senzitivi cu originea în baroreceptorii și chemoreceptorii zonelor reflexogene sinocarotidiană și cardio-aortică, ca și la receptorii de la locul de deschidere al venelor cave și chiar din peretele ventricular.

Sistemul de centri regulatori bulbo-protuberanțiali este subordonat unui al doilea sistem cortico-hipotalamic (v. fig. 214).

4.3.4.2. Reglarea umorală-hormonală

Catecolaminele medulosuprarenale *adrenalina* și *noradrenalina*, în concentrațiile fiziologice, măresc frecvența și amplitudinea bătăilor inimii „in vitro”; dar la animalul intact, noradrenalina produce obișnuit o bradicardie, probabil ca urmare a inhibării vagale cu punctul de plecare în excitarea sinusurilor carotidiene de creșterea presiunii arteriale; în aceleași condiții adrenalina produce o accelerare cardiacă, probabil pentru că ridicarea presiunii sanguine și reflexul declanșator sînt cu mult mai neînsemnate; la fel hormonul tiroidian, *tiroxina* dinamizează inima.

Există și factori care inhibă activitatea inimii; așa este *acetilcolina* care la toate vertebratele și la moluște dintre nevertebrate are acțiune inotropă și cronotropă negativă; dimpotrivă la artropode și la unii viermi (*Lumbricus*, *Arenicola*) acetilcolina are acțiune inotrop și cronotrop pozitivă.

După Prosser ar exista o legătură strînsă între natura automatismului cardiac și modul de acțiune al acetilcolinei; în cazul automatismului miogen acțiunea este inhibitoare pe cînd în cazul automatismului neurogen acțiunea este stimuloare.

Toate substanțele care, ca și adrenalina, acționează asemănător cu excitarea fibrelor simpatice sînt *simpaticomimetice*; cele care, ca și acetilcolina, acționează asemănător cu excitarea parasimpaticului sînt *parasimpaticomimetice*.

4.3.4.3. Reglarea neuro-hormonală

Acțiunile extrinseci, nervoase sau umorale, asupra inimii nu se fac separat și nici independent unele de altele. Dimpotrivă, ele alcătuiesc un sistem unitar de reglare neuro-umorală a inimii.

Mai mult chiar, trecerea impulsurilor de la fibrele nervoase la elementele contractile cardiace se face prin mijlocirea agenților chimici de tipul acetilcolinei pentru fibrele parasimpatice și de tipul noradrenalinei pentru fibrele simpatice.

Este suficient, credem noi, să amintim în acest context, celebra experiență a lui Loewi făcută asupra inimii de broască (fig. 204). Două inimi de broască (A) și (B) se izolează din corp în așa fel încît una dintre ele să păstreze unul din nervii vagi și se fixează la o canulă dublă, umplută cu ser fiziologic Ringer; excitarea nervului vag oprește inima corespunzătoare dar produce și diminuarea (sau chiar oprirea) activității și a celeilalte — aceasta prin acetilcolina eliberată la capătul fibrelor vagale excitate, care difuzează prin ser și ajunge la cealaltă inimă. Experiența reușește dacă se blochează acțiunea enzimelor specifice acetilcolinesteraza, cu ajutorul eserinei sau a fisostigminei.

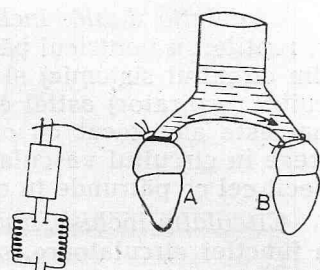


Fig. 204. Experiența lui Loewi.

4.4. CIRCULAȚIA SINGELUI

4.4.1. TIPURILE DE CIRCULAȚIE ÎN SERIA ANIMALĂ

Circulația deschisă, simplă și completă caracterizează majoritatea nevertebratelor. La acestea, hemolimfa ejectată de către ventricul, trece în artere, de aici prin sistemul de lacune al diferitelor organe înspre aparatul respirator de unde ajunge din nou la inimă, ca sînge oxigenat, prin vene.

Circulația închisă, simplă și completă este proprie peștilor: prin inimă circulă numai sînge neoxigenat ce vine din corp, prin sistemul de vene, la sinusul venos, apoi în atriu și în ventricul de unde este pompat în bulbul aortic, în sistemul vascular branhial-respirator unde se oxigenează iar de aici din nou în corp numai în vase cu perete propriu.

Circulația dublă, închisă, dar incompletă se întâlnește la batracieni și reptile: în ventricul pătrunde sînge neoxigenat din atricul drept (venit din circuitul sistemic) și sînge oxigenat din atricul stîng (venit din circuitul respirator) astfel că, la ieșirea din bulbul aortic sîngele neoxigenat este amestecat cu cel oxigenat în proporții diferite însă cel care trece în circuitul vascular respirator conține mai mult sînge neoxigenat decît cel ce pătrunde în circuitul sistemic.

Circulația închisă, dublă și completă, ca forma cea mai perfecționată a funcției circulatoare, se întâlnește la păsări și mamifere: prin inima dreaptă circulă numai sînge neoxigenat iar prin cea stîngă numai sînge oxigenat; nici în inimă și nici în trunchiurile vasculare, nu se produce o amestecare a sîngelui oxigenat cu cel neoxigenat.

4.4.2. CIRCULAȚIA SÎNGELUI LA MAMIFERE

Mica și marea circulație. În cuprinsul sistemului vascular, sîngele neoxigenat pompat de ventriculul drept, trece în arterele pulmonare și de aici în patul vascular pulmonar de unde se reîntoarce, ca sînge oxigenat, prin venele pulmonare, la inima stîngă. Acest traiect este numit „*circulația pulmonară*” sau „*mica circulație*”, sau „*sistemul de joasă presiune*” (fig. 205).

Sîngele oxigenat, pompat de ventriculul stîng, trece în artera aortă și de aici în tot cuprinsul organismului, la toate organele și țesuturile, de unde se reîntoarce ca sînge neoxigenat, prin venele cave, în inima dreaptă. Spunem că sîngele a parcurs „*circulația sistemică*”, „*marea circulație*” sau „*sistemul de înaltă presiune*” (fig. 205).

Parametrii circulației sîngelui. Circulația permanentă a sîngelui în sistemul vascular este întreținută prin activitatea ritmică, neînteruptă, a inimii care apare astfel ca un sistem transformator de energie extrem de perfecționat, așa cum tehnica nu a putut realiza încă. Inima unui om care trăiește 70 ani și are o frecvență medie de 70 c/min face 7 miliarde de cicluri fără oprire. Pistonul și cilindrul unui motor în patru timpi, la viteza de 60 mile/oră, face 1500 curse/milă. Ca să facă 7 miliarde de curse, ar trebui să străbată 4 milioane de mile.

Fiecare pat vascular prezintă o serie de particularități în ceea ce privește felul în care se face circulația sîngelui și acestea sînt strîns legate de organizarea sistemului respectiv. Există însă între acestea unele elemente comune ce caracterizează circulația sîngelui în întregul sistem vas-

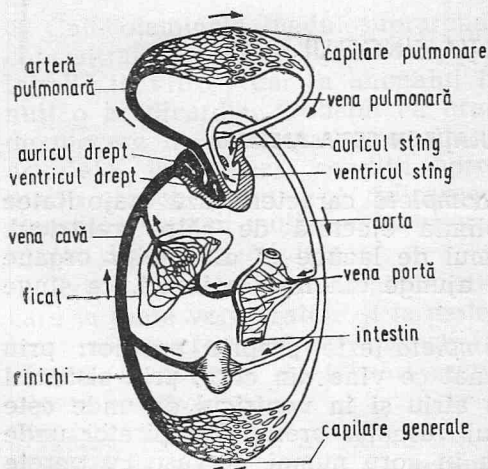


Fig. 205. Mica și marea circulație la mamifere.

cular al corpului, care au fost numite „parametrii circulației sîngelui”: *continuitatea, durata, presiunea, viteza.*

Continuitatea. Sîngele circulă în sistemul de vase ca o coloană continuă, cu o viteză variabilă sau uniformă, cu toate că inima pompează discontinuu sîngele în aortă. Acest fapt se datorește elasticității peretelui aortei și a arterelor mari, la nivelul cărora tensiunea

elastică înmagazinată în cursul sistolei ventriculare, se eliberează împingînd sîngele în arborele vascular în timpul diastolei, transformînd astfel un debit intermitent (acela al inimii) într-un debit continuu (al aortei). Rolul elasticității peretelui arterial se poate evidenția cu ajutorul experienței Marey (fig. 206).

Durata circulației se exprimă prin timpul necesar pentru ca sîngele pornit din sistemul vascular al unui organ să ajungă la inimă, de aici la plămîni, din nou la inimă și apoi la sistemul vascular din care a plecat. Acesta se poate stabili prin injectarea unor substanțe colorate, netoxice și notarea timpului după care acestea apar în sîngele recoltat din organul injectat. Exprimată în unități de timp, durata circulației este diferită de la o specie la alta (tab. 9): cu cît talia este mai mare cu atît durata circulației este mai lungă. Dacă însă se exprimă în cicluri cardiace, atunci obținem valori asemănătoare, indiferent de talia animalelor: în medie 27 cicluri (tab. 9).

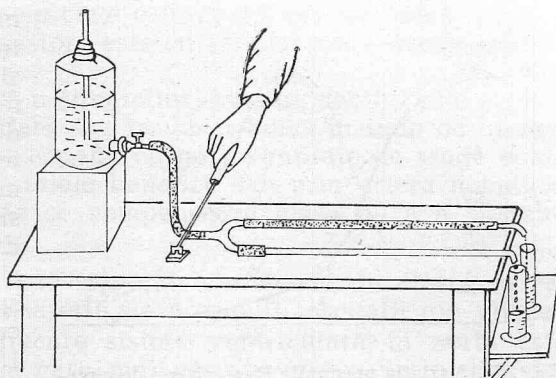


Fig. 206. Experiența Marey. Tubul punctat este din cauciuc iar restul din sticlă.

Tabelul 9

Durata circulației sanguine

Specia	Durata secunde	Pulsul	Durata: cicluri cardiace
Cal	30,5	55	28,8
Om	23,0	72	27,6
Cline	16,7	96	26,7
Pisică	7,0	115	26,0

Presiunea. Cînd se deschide, prin secționare, o arteră mare, sîngele țîșnește cu putere; dacă se deschid alte vase mai mici sîngele țîșnește și din acestea cu o putere din ce în ce mai mică cu cît ne îndepărtăm, de inimă.

Din vene sîngele curge sau picură, fără a țîșni. Acestea arată că sîngele circulă în arborele vascular cu o presiune care este cu atît mai

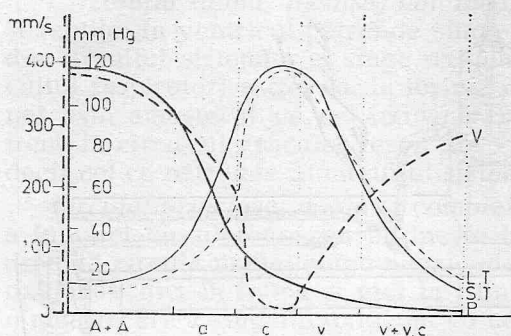


Fig. 207. Variația presiunii (P) și vitezei de circulație a sîngelui (V) în funcție de suprafața internă (ST) și de lumenul total (LT), în artere ($A+A$), arteriole (a), capilare (c), venule (v) și vene ($V+VC$).

mică cu cît ne îndepărtăm de inimă: la ciine, în aortă, presiunea medie este de 130 mmHg, iar în artera femurală de 110 mmHg; la vacă, în artera carotidă este de 110 mmHg, iar în artera metatarsiană este de numai 80 mmHg. Există valori diferite ale presiunii sîngelui în aortă după specia la care ne adresăm: la cal 120—180 mmHg, bou 150—170, ciine 140—160, pisică 150, cobai 110, găină 180, șerpi 80, broască țestoasă 30—60, broască de apă 20—40, caracatiță 48—60, scoica de apă 3 mmHg. Din aceste date se

desprinde un fapt caracteristic: la păsări și mamifere valoarea presiunii arteriale este mult mai mare decît la vertebratele inferioare și nevertebrate; acest fapt trebuie pus în legătură cu dezvoltarea enormă a sistemului de arteriole și capilare în diferitele arii vasculare (respiratoare, digestivă, musculară, hepatică, excretorie), care a evoluat în strînsă interdependență cu dezvoltarea puternică a musculaturii pereților ventriculari.

Din energia cinetică primită de la inimă în momentul expulzării în aortă, o parte se pierde prin frecarea internă a sîngelui; cea mai mare parte însă se pierde în frecarea de peretele intern al vaselor: cu cît suprafața de contact cu peretele vascular este mai mare, frecarea este mai mare și cantitatea de energie pierdută este mai mare. De-a lungul arterelor (fig. 207), presiunea sîngelui scade lent în așa fel încît în momentul trecerii în arteriole ea mai are o valoare de aproximativ 80 mmHg; în arteriole însă scade repede și mult din cauză că suprafața de contact cu peretele crește și ea foarte mult. La trecerea din arteriole în capilare presiunea este de 35 mmHg; cu toate că la nivelul capilarelor suprafața de contact a sîngelui cu peretele crește și mai mult decît în arteriole, scăderea presiunii în acestea nu este atît de accentuată ca la nivelul arteriolelor; la ieșirea din capilare, presiunea este de 10 mmHg, în medie.

De-a lungul venulelor și venelor, din cauza frecării interne și a frecării de peretele vascular, presiunea scade și mai mult, astfel că la nivelul venelor cave ea este de 1—3 mmHg.

Viteza. Sîngele circulă în arborele vascular cu o viteză care se modifică de-a lungul acestuia în funcție de mărimea lumenului total al vaselor de aceeași categorie. În aortă este cuprinsă între 400 și 350 mm/s; în arteriole, al căror lumen total este de aproximativ 10 ori mai mare, viteza se micșorează în așa fel încît la intrarea în capilare se menține la 50—60 mm/s; în interiorul capilarelor, al căror lumen total este de 700—800 ori mai mare decît lumenul aortei (în repausul fiziologic), viteza scade la 0,5—1,0 mm/s. În vene, viteza crește cu cît

ne apropiem de inimă: în venele cave este cu 1,2 ori mai mică decât în aortă, pentru că și lumenul acestora este cu 1,2 mai mare decât lumenul aortei.

Cu toată diferența de viteză a circulației sîngelui, debitul este același în artere, în arteriole, în capilare sau în vene: adică în timp de un minut, prin capilarele sistemului hepatic curge o cantitate de sînge egală cu aceea care trece prin arteriolele hepatice sau prin artera hepatică; prin viteza mare de circulație se compensează masa mică a sîngelui și invers.

Circulația arterială. Circulația sîngelui în sistemul de artère se caracterizează prin: oscilații pulsatorii ale presiunii; oscilații ale vitezei.

Oscilațiile presiunii. La fiecare sistolă ventriculară în aortă este pompată o cantitate de sînge care mai găsește aici o parte din sîngele pompat în cursul sistolei precedente, care nu a putut să se scurgă din artere în arteriole din cauza rezistenței mari pe care o întîmpină în interiorul acestora. Masa de sînge nou pompat suprapusă sîngelui existent, face ca presiunea aici să crească pînă la 140—150 mmHg, producînd o extindere a peretelui și odată cu aceasta, creșterea tensiunii elastice a acestuia. Toate aceste modificări se fac într-un timp scurt, în primele două treimi ale sistolei ventriculare. La sfîrșitul sistolei și în diastola ventriculară, sîngele din aortă și arterele mari continuă să fie împins în arteriole sub presiunea pereților arteriali; la sfîrșitul diastolei, cînd începe o nouă sistolă ventriculară, presiunea în aortă și artere este de 90—75 mmHg. Astfel, în timpul sistolei ventriculare presiunea sîngelui în artere are o valoare maximă, *presiunea sistolică* sau *maximă*, iar în diastolă are o valoare minimă, *presiunea diastolică* sau *minimă*. Pentru om, presiunea sistolică este cuprinsă între 110 și 140 mmHg, iar cea diastolică este de 60—90 mmHg. Aceste variații normale alcătuiesc ceea ce numim „*elementul variabil*” al presiunii arteriale (fig. 208). Presiunea sîngelui nu coboară sub 60 mmHg în condiții de viață normală; acesta este „*elementul constant*” al presiunii arteriale (fig. 208). Împreună alcătuiesc oscilațiile de ordinul I; ele se amortizează pe măsura îndepărtării de inimă.

În afara oscilațiilor pulsatorii de ordinul I presiunea sîngelui în artere mai prezintă variații legate de activitatea respiratoare: în timpul inspirației, cînd și frecvența inimii este mărită, presiunea crește, iar în expirație scade; acestea sînt variațiile de ordinul II.

Mai există variații de ordinul III, care se pot explica printr-o anumită ritmicitate în funcționarea unora din organele interne abdominale — masa intestinală, ficatul, rinichii.

Pulsul arterial. Oscilațiilor pulsatorii ritmice ale presiunii sîngelui în artere le corespund oscilații

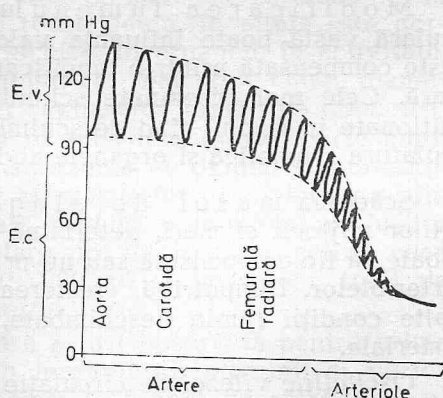


Fig. 208. Variația elementului variabil (E_v) și a celui constant (E_c) al presiunii arteriale în artere și arteriole.



Fig. 209. Sfigmograma :
faza anacrotă (1), catacrotă
(2) și dicrotul (3).

ritmice ale tensiunii peretelui arterial cunoscute și sub denumirea de *pulsul arterial*. Acestea se pot simți ori de câte ori palpăm o arteră la locul unde aceasta trece peste un planșeu osos. Înscrise grafic cu ajutorul *stigmografelor*, *stigmogramele* (fig. 209) prezintă întotdeauna un braț ascendent, *faza anacrotă*, un braț descendent, *faza catacrotă* și o undă secundară pe catacrotă, numită *dicrot*. Faza ana-

crotă apare în urma creșterii presiunii, iar faza catacrotă în urma scăderii presiunii și a tensiunii peretelui arterial; dicrotul este provocat de masa sîngelui din aortă care la sfîrșitul sistolei ventriculare și la începutul diastolei, cade peste valvulele sigmoide, le închide brusc și le pune sub tensiune.

Viteza de propagare a pulsațiilor peretelui arterial este egală cu viteza de propagare a oscilațiilor pulsatorii ale presiunii sîngelui care le generează. Valoarea ei este de 6—9 m/s, o valoare de 17 ori mai mare decît viteza de circulație a sîngelui în arterele corespunzătoare.

Factorii presiunii arteriale. Considerînd valoarea mijlocie a presiunii arteriale, în condiții asemănătoare de activitate ale organismului, ea se menține destul de constantă prin conlucrarea a o serie de factori dintre care cei mai importanți sînt: 1) activitatea contractilă ritmică a inimii; 2) elasticitatea pereților arterelor mari; 3) rezistența arteriolelor și capilarelor la înaintarea sîngelui; 4) masa sîngelui circulant. Acești factori lucrează într-o strînsă interdependență.

Orice creștere a *debitului cardiac* provoacă, în mod obligatoriu, cînd toate celelalte condiții sînt menținute constante, o creștere a presiunii arteriale.

Elasticitatea pereților arterelor mari se poate modifica numai într-un timp mai îndelungat, prin depunere a anumitor substanțe care micșorează elasticitatea, fapt ce are drept urmare o creștere treptată și constantă a presiunii și a tensiunii arteriale.

Modificarea lumenului arteriolelor într-o arie vasculară vastă poate influența valoarea presiunii arteriale dacă ea nu este compensată printr-o modificare de sens contrar în altă arie vasculară. Cele mai însemnate schimbări ale presiunii sîngelui sînt condiționate în primul rînd de schimbări în lumenul arteriolelor din musculatura scheletică și organele abdominale.

Scăderea masei de sînge circulant, în cursul hemoragiilor mijlocii și mari, determină o scădere a presiunii arteriale, care poate să fie compensată sau nu prin mecanismul cardiac și motricitatea arteriolelor. Dimpotrivă, creșterea masei sîngelui circulant, cînd celelalte condiții rămîn neschimbate, face să crească valoarea presiunii arteriale.

Oscilațiile vitezei de circulație sînt legate tot de activitatea ritmică a inimii în aortă: în timpul sistolei este de 400 mm/s iar la sfîrșitul diastolei este sub 350 mm/s; oscilațiile pulsatorii dispar pe măsură ce ne îndepărtăm de inimă, în așa fel încît la trecerea din arteriole în

capilare, sîngele circulă nu numai cu presiune uniformă ci și cu viteză uniformă.

Circulația capilară. Rețeaua de capilare care se intercalează între arteriole și venule, se caracterizează pe de o parte prin particularitățile circulației sîngelui la acest nivel, iar pe de altă parte, prin schimbul de substanțe ce are loc tot aici, între sînge și plasma interstițială, schimb care se reflectă în modificarea compoziției sîngelui: transformarea sîngelui arterial în sînge venos. Cele două elemente sînt legate unul de celălalt, se condiționează reciproc și amîndouă sînt posibile datorită structurii proprii a peretelui capilar.

Circulația sîngelui în rețeaua de capilare este într-o strînsă relație cu circulația sîngelui în arteriole și venule, dar în același timp este condiționată și de intensitatea metabolismului în țesuturi.

Capilarele sînt vase de sînge al căror lumen poate varia între cîțiva microni (4—5 microni) și cîteva zeci de microni (40—60 microni pentru capilarele glomerulului renal) și cu o lungime maximă de 1 mm. Peretele lor foarte subțire este format fie dintr-un endoteliu unistrat, simplu, fie dintr-un endoteliu unistrat acoperit cu un periteliu contractil sau nu, fie acoperit de un sistem discontinuu de celule contractile (celulele lui Rouget).

De structura peretelui capilar este legată posibilitatea modificării lumenului lor și ca urmare modificarea debitului circulator.

Numărul capilarelor în diferite țesuturi este în relație strînsă cu mobilitatea generală a organismului: cu cît un organism este mai mobil cu atît se constată că numărul capilarelor din organele sale este mai mare. Astfel, într-un mm³ de mușchi se află la om 400—500 capilare; la șoarece 600; la broască 100.

Numărul tuturor capilarelor la om este de cca 40—50 miliarde cu o suprafață totală de schimb de peste 600 m².

Chiar în cadrul aceluiași organism mușchii mai activi au un număr mai mare de capilare decît mușchii mai puțin activi.

După cum a arătat K r o g h, în organele în repaus, în mușchii scheletici, sau în musculatura organelor abdominale, sau în plămîni, în unele capilare circulația sîngelui este foarte lentă, în altele este normală, iar altele sînt aproape complet închise. În organele în activitate, circulația devine activă prin toate capilarele; mai mult chiar, diametrul lor crește. Prin deschiderea tuturor capilarelor și mărirea diametrului lor, debitul circulator al organului în activitate crește foarte mult, ceea ce asigură aportul unor cantități suficiente de oxigen și substanțe nutritive, menținerea nivelului ridicat al proceselor de metabolism din celulele în plină activitate și, totodată asigură eliminarea produșilor de catabolism. În repaus 25% din capilare sînt în circulație activă, ceea ce dă o suprafață de schimb de 120—200 m² și un lumen total de 700—800 ori mai mare decît acela al aortei.

Metode de studiu. Circulația capilară a fost observată pentru prima dată de către M a l p i g h i (1661) în mezenterul, plămîinii și vezica urinară de la broasca de apă; a fost cercetată apoi de către L e e u w e n h o e k (1695) pe aripa de liliac. La om, a fost studiată pentru prima dată de către H e u t e r (1879) în musculatura buzei inferioare.

Astăzi se poate studia în mezenter, limbă, plămîni, vezică urinară sau membrană interdigitală de la broască, în aripa de liliac, în urechea de iepure și la unghia de om în condiții tehnice adecvate.

Cum circulă sîngele prin capilare. În capilarele largi sîngele nu circulă cu viteză uniformă în tot lumenul acestora, ci sîngele din mijloc circulă cu viteză mai mare decît cel din apropierea peretelui capilar; obișnuit, globulele roșii sînt în mijloc, iar cele albe se deplasează prin mișcări proprii de-a lungul pereților; unele chiar străbat endoteliul capilar, prin fenomenul de diapedeză. În capilarele înguste, globulele roșii se deformează și străbat una cîte una lumenul îngust al capilarului.

Presiunea sîngelui la nivelul capilarelor, este coborîtă: de maximum 35 mmHg la intrarea în capilare și de 10—12 mmHg la ieșirea din acestea.

Viteza circulației sîngelui în capilare este de asemenea foarte mică comparată cu aceea din artere și vene: la mamifere ea este de 0,8 mm/s — o viteză 500—1000 ori mai mică decît aceea din aortă; la broască este de 0,5 mm/s.

Permeabilitatea capilară. Schimbul de substanțe dintre sînge și țesuturi se face prin peretele capilarelor printr-o serie de mecanisme reprezentate în figura 210; el este condiționat de următorii factori: a) structura peretelui capilar; b) diferența de presiune hidrostatică dintre sînge și lichidul intercelular; c) presiunea coloidosmotică (oncotică) a plasmii sanguine; d) natura și concentrația componentilor sîngelui și ai lichidului intercelular; e) prezența factorilor hormonal

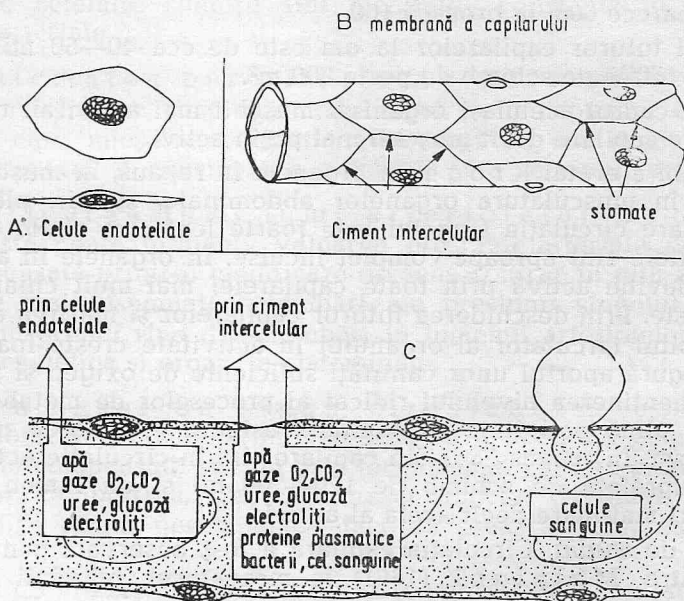


Fig. 210. Reprezentarea schematică a mecanismelor de schimburi prin peretele capilar (după E. Florey).

care reglează permeabilitatea capilarelor; f) influențele reglatoare ale sistemului nervos.

Suprafața totală de schimb a capilarelor este de 560 m², din care în repausul fiziologic este utilizabilă $\frac{1}{4}$, adică 140 m². S-a calculat că numai mușchii singuri (30 kg) oferă, când capilarele lor sînt toate deschise, o suprafață de schimb de 250 m².

Peretele capilarelor este permeabil pentru plasma sîngelui fără proteine. Lipsa oxigenului (anoxia) face să crească această permeabilitate; hormonii corticalei suprarenalelor și creșterea concentrației ionilor de calciu în sînge micșorează permeabilitatea peretelui capilar pentru apă și pentru cristaloide.

Între țesuturi și sînge există un schimb continuu de apă care se face foarte repede: într-un minut, 73% din apa plasmei se schimbă.

Factorul care determină trecerea apei și a substanțelor solvate din sînge în lichidul intercelular și invers, este diferența de presiune hidrostatică și oncotică dintre cele două lichide; acest mecanism a fost descris de Starling în 1895. În aceste condiții, sensul schimbului de substanțe se modifică de-a lungul capilarelor, dinspre capătul arteriolar spre cel venos, în funcție de schimbarea raportului dintre presiunea hidrostatică și presiunea oncotică a sîngelui (fig. 211).

În porțiunea arteriolară, presiunea hidrostatică (care este de cca 32 mmHg) este mai mare decît presiunea oncotică (care este de cca 25 mmHg): aceasta face ca apa și substanțele solvate să treacă din sînge spre țesuturi. Deoarece diferența aceasta se menține constantă în permanență la nivelul arteriolar al capilarelor, trecerea se face din-spre sînge spre țesuturi (fig. 211).

În porțiunea venoasă a capilarelor, presiunea hidrostatică este mult mai coborîtă (circa 12 mmHg), pe cînd presiunea oncotică nu numai că nu scade, ci dimpotrivă, se mărește ușor, prin concentrarea proteinelor sîngelui în urma trecerii filtratului plasmatic în țesuturi, la nivelul arteriolar al capilarului (circa 27 mmHg); aceasta face ca plasma interstițială să treacă în sînge (fig. 211).

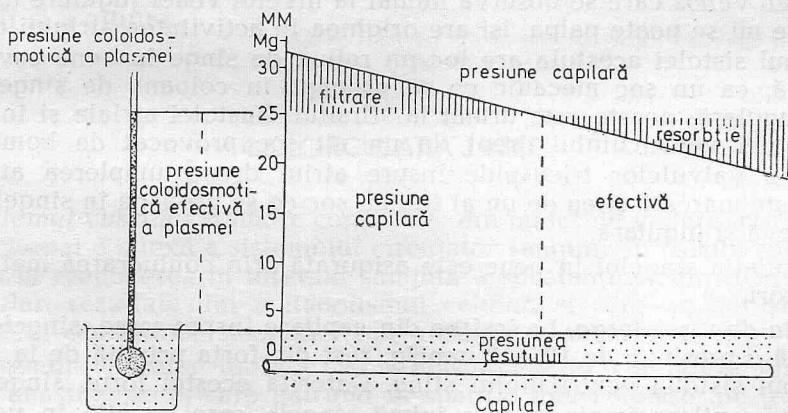


Fig. 211. Raportul dintre filtrare și reabsorbție de-a lungul capilarelor (după E. Florey).

Dar nu toată plasma filtrată se reîntoarce în capilare la capătul lor venos; o parte din aceasta trece în capilarele limfatice, formînd limfa.

Orice schimbare în concentrația proteinelor din sînge, deci a presiunii oncotice, ca și orice schimbare în valoarea presiunii hidrostatice a sîngelui, modifică viteza trecerii apei și substanțelor prin perețele capilar.

În afară de hormoni, permeabilitatea capilarelor este reglată de centrii nervoși situați în hipotalamus; activarea acestora este coordonată de către centrii mai superiori și de către scoarța cerebrală.

Mecanismele difuziunii și transferului activ, care stau la baza permeabilității capilarelor se alătură la acela al pinocitozei care trebuie să joace rol în trecerea unor macromolecule proteice (serumglobuline ș.a.); în special proteinele interstițiale pot fi transferate astfel împotriva gradientului de concentrație, în torentul sanguin.

Circulația venoasă. În drumul său spre inimă, sîngele trece din capilare în sistemul de venule și de vene.

Venele sînt vase de sînge cu un perete mai subțire decît acela al arterelor, cu puține fibre elastice și musculare; din această cauză ele sînt puțin elastice și contractile. Peretele intern al venelor, în special al venelor membrelor, are o mulțime de *valvule venoase* care lasă sîngele să treacă doar înspre inimă.

La ieșirea din capilare, sîngele mai are o *presiune* de 10—12 mmHg, care de-a lungul venelor se cheltuiește în frecarea de pereți și în frecarea moleculelor și a elementelor figurate între ele în așa fel, încît la deschiderea venelor cave în atriu drept, aceasta este doar de 1—3 mmHg.

Viteza sîngelui care la ieșirea din capilare era de 0,8 mm/s crește treptat pe măsură ce se apropie de inimă, odată cu micșorarea lumenului total al venelor, în așa fel că la vărsarea cavelor viteza este de 300 mm/s (cu 1,2 mai mică decît viteza medie în aortă; aceasta pentru că și lumenul total al cavelor este cu 1,2 ori mai mare decît al aortei).

Pulsul venos care se observă numai la nivelul venei jugulare drepte, dar care nu se poate palpa, își are originea în activitatea atriului drept: în timpul sistolei acestuia are loc un reflux de sînge în vena cavă superioară, ca un șoc mecanic ce se propagă în coloana de sînge prin vena jugulară; acesta este urmat la sfîrșitul diastolei atriale și începutul sistolei ventriculului drept, la un alt șoc provocat de bombarea bruscă a valvulelor tricuspide înspre atriu drept; umplerea atriului drept este marcată și ea de un al treilea șoc ce se propagă în sîngele din vena cavă și jugulară.

Circulația sîngelui în vene este asigurată prin conlucrarea mai multor factori.

Forța de vis à tergo. La ieșirea din capilare înspre vene, sîngele mai are încă o presiune de 10—12 mmHg, rest din forța primită de la inimă în timpul sistolei ventriculului stîng. Datorită acestei forțe, sîngele ce iese din capilare împinge spre inimă sîngele care se află în venule, asigurînd prin aceasta înaintarea lui. Chiar și numai această forță este capabilă să asigure reîntoarcerea sîngelui la inimă.

Aspirația cardiacă. Inima, funcționând ca o pompă aspiratoare-respingătoare, la fiecare ciclu cardiac, în fazele de umplere atrială și ventriculară, manifestă o acțiune de aspirație a sîngelui din venele cave.

Aspirația toracică. În timpul inspirației, presiunea negativă din interiorul cutiei toracice se mărește de așa manieră încît presiunea din venele cave scade chiar cu 3—4 mmHg față de presiunea negativă din aceleași vene la sfîrșitul expirației. Scăderea aceasta produce aspirația sîngelui din venele periferice, cu o presiune mai mare înspre inimă unde presiunea este mult mai mică.

Apăsarea organelor abdominale de către diafragm în timpul inspirației. Prin această apăsare, este împins sîngele din venele organelor în venele mai mari, dinspre inimă; reîntoarcerea sîngelui în organele abdominale, atunci cînd diafragmul relaxat nu mai apasă asupra lor, este împiedicată de valvulele venoase.

Contractia mușchilor. Încă Harvey a observat că mușchii în timpul contractiei lor, în special mușchii scheletici, comprimă peretele venelor profunde, al venelor ce trec printre ei, sau al venelor cuprinse între mușchi și tegument. În urma comprimării, presiunea sîngelui din interiorul lor crește și, deoarece valvulele venoase permit scurgerea acestuia numai înspre inimă, sîngele se curge din zona comprimată către inimă. Acțiunea aceasta de pompă a mușchilor scheletici asupra sîngelui din vene se manifestă numai atunci cînd contracțiile nu sînt de lungă durată, ci perioadele de scurtare alternează cu cele de relaxare, ambele destul de scurte, cum se întîmplă în timpul mișcărilor de locomoție la om și la animale. Astfel se explică de ce mersul activează circulația sîngelui, pe cîtă vreme imobilitatea o împiedică.

Activitatea pulsatilă ritmică a venelor periferice. La unele animale, venele periferice sînt pulsatile. Faptul a fost arătat pentru prima dată de către W. Jones (1852) la aripile de liliac iar mai tîrziu (1905) de către Karfunkell, în venele codale de la *Anguilla vulgaris*.

Gravitația la om acționează favorabil pentru circulația venoasă a capului și a gîtului.

4.5. CIRCULAȚIA LIMFEI

Sistemul vascular limfatic constituie, din punct de vedere morfologic și funcțional o anexă a sistemului circulator sanguin. În esență rolul său constă în readucerea în torentul sanguin a substanțelor din lichidul intercelular, rezultate din metabolismul celular, și care nu pot străbate endoteliul capilarelor sanguine, sau a lipidelor absorbite.

Sistemul vascular limfatic își are originea în capilarele limfatice foarte anastomozate, care pătrund în spațiile intercelulare ale țesuturilor, sub forma unor degete de mînușă endoteliale.

Aceste capilare se continuă cu vase colectoare ce au un calibru mai mare, pereți mai consistenți și sînt prevăzute cu valvule a căror orien-

tare împiedică limfa de a se reîntoarce la periferie. Pe traiectul acestor vase se găsesc ganglionii limfatici. Vasele limfatice care părăsesc ganglionii, se adună în două trunchiuri limfatice principale: a) *marea venă limfatică*, pentru sistemul limfatic supradiafragmatic drept și cefalic, care se varsă în trunchiul venos brahiocefalic drept; b) *canalul toracic* pentru tot sistemul limfatic subdiafragmatic și sistemul supradiafragmatic stâng; acest canal toracic se varsă în vena subclaviculară stângă, la locul în care aceasta confluează cu vena jugulară internă stângă.

Pentru a se studia activitatea funcțională a sistemului limfatic se folosesc două metode: a) se recoltează limfă pentru analiză și pentru a stabili viteza circulației, debitul etc.; b) se colorează sistemul vascular limfatic prin introducerea de coloranți vitali.

Compoziția limfei, este destul de variabilă, după locul de unde se recoltează sau după starea de activitate a organului.

Limfa este un lichid alburiu, aproape incolor, cu gust sărat care, în timpul digestiei ia un aspect lăptos.

Ea se coagulează ca și sângele, însă cu mult mai lent. Chiagul este în cantitate mică și neretractil.

Ca elemente figurate, conține numai limfocite, în număr mediu de 8000/mm³. Aceste limfocite provin, în cea mai mare parte, din sânge fiind trecute prin diapedeză; altele însă își au originea în ganglionii limfatici.

Plasma limfatică are o compoziție analoagă celeia a plasmei sînge-lui și apropiată de aceea a lichidului intercelular.

Chiliferele limfatice (capilarele limfatice din mucoasa intestinală) conțin cantități mari de grăsimi (grăsimi neutre, acizi grași, săpunuri, colesterol), pînă la 14% în timpul absorbției (peste 60% din grăsimile absorbite după digestie ajung în sânge pe cale limfatică).

Cantitatea de limfă. Cu ajutorul unei fistule în canalul toracic, s-a putut măsura cantitatea de limfă ce se formează în 24 de ore la om sau la animale: la vacă este de 9,5 l, la cîine este de 500 ml, la om este de 1—3 l.

Formarea limfei. Limfa își are originea în lichidul care circulă neîntrerupt prin spațiile intercelulare, în plasma interstițială.

Printr-un proces de filtrare și prin activitatea proprie a celulelor endoteliale se formează peretele capilarelor limfatice, plasma interstițială este trecută în lumenul capilarelor limfatice. Tot acum limfocitele, care au trecut din plasma sîngelui în lichidul intercelular prin diapedeză, trec în capilarele limfatice prin același mecanism.

Există numeroase substanțe care, pătrunse în organism, provoacă o intensificare a procesului de formare a limfei; aceste substanțe au fost numite *substanțe limfagoge*. Așa sînt: peptona comercială, extractele din țesuturi, ureea, glucoza, etc.

De asemenea, diluarea sîngelui și creșterea presiunii arteriale, activitatea musculară intensă, fac să crească viteza de formare și cantitatea de limfă.

Circulația limfei. Limfa formată circulă în sistemul vascular limfatic pînă la vărsarea în torentul sanguin. Forțele care asigură mișcarea lim-

fei sînt multiple și, în mare parte, sînt aceleași ca și la circulația singelui în vene:

- forța de vis à tergo: limfa nou formată împinge pe cea formată anterior;

- aspirația toracică și variațiile ritmice din cursul mișcărilor respiratoare;

- contracția diafragmului și a musculaturii abdominale care prin comprimarea regulată — ritmică a organelor interne, fac ca limfa din sistemul capilar și rețeaua de vene limfatice să treacă în trunchiurile limfatice mai mari din care nu mai poate reveni din cauza prezenței și poziției valvulelor;

- contracția mușchilor scheletici, în special în timpul locomoției;

- activitatea contractilă, ritmică, a inimilor limfatice: unele animale (batracieni, reptile, iar dintre păsări barza, lebăda, gîsca, struțul) posedă adevărate inimi limfatice, care joacă un rol foarte important în circulația limfei; ele sînt formate din musculatură striată și primesc fibre nervoase ce vin direct de la măduva spinării. Cînd se secționează acești nervi, inimile încetează să mai bată; dacă se distrug inimile limfatice, animalul moare în cîteva zile, timp în care crește mult în greutate, lichidul interstițial este mult crescut, iar sîngele este îngroșat.

4.6. REGLAREA CIRCULAȚIEI

4.6.1. FENOMENELE VASOMOTOARE

Vasele sistemului circulator nu sînt tuburi cu lumenul fix, invariabil, ci dimpotrivă diametrul lor se poate mări sau micșora, de la un moment la altul ceea ce are drept urmare o modificare a debitului circulator într-o arie vasculară mai restrînsă sau mai largă, cu repercusiuni însă asupra întregului sistem.

Prin contractarea sau relaxarea, la un anumit grad, a musculaturii netede din peretele arteriolar sau venos, se produce micșorarea lumenului acestora — *fenomene de vasoconstricție* — sau mărirea lumenului — *fenomene de vasodilatație*. Fenomenele vasoconstrictoare și vasodilatatoare definesc *fenomenele vasomotoare*.

Ținîndu-se seama de lipsa elementelor elastice și a fibrelor musculare din peretele capilarelor, s-a considerat multă vreme că acestea sînt vase „pasive”, al căror lumen se modifică doar în urma variațiilor presiunii sîngelui: dacă presiunea crește în arteriole, capilarele la rîndul lor se dilată; dacă presiunea scade în arteriole, capilarele își micșorează lumenul. Există însă o serie de fapte care nu concordă cu aceste presupuneri. Iată cîteva dintre ele:

- În anumite condiții, se observă o discordanță netă între starea circulației în arteriole și a circulației capilare, într-o regiune dată a organismului — în limba broaștei de exemplu sau în membrana interdigitală; astfel, ori de cîte ori se lasă la aer o broască curarizată, se

constată că după o jumătate de oră în membrana interdigitală, examinată la microscop, arteriolele sînt puternic contractate iar capilarele sînt puternic dilatate.

— În mușchii subțiri de la broască, observați la microscop, s-a constatat că în repaus numai o parte din capilarele lor sînt pline cu sînge stagnant, pe cînd altele sînt goale, iar altele sînt pline cu sînge circulant; cînd mușchii examinați sînt excitați, prin excitarea nervului lor motor, numărul capilarelor ce conțin sînge circulant este mult mai crescut, iar lumenul capilarelor este de asemenea crescut.

Chiar și numai din aceste două exemple se poate vedea că lumenul capilarelor nu se modifică în mod pasiv în urma modificării circulației în arteriole, ci se poate modifica activ, uneori chiar în sens contrar modificării lumenului arteriolelor. Lumenul capilarelor se poate micșora sau mări datorită proprietăților elastice și contractile ale celulelor endoteliale; de asemenea, un rol important revine celulelor peretelui capilar (celulelor lui Rouget). Asupra factorilor care determină modificarea lumenului capilar putem spune puține lucruri; se poate sublinia însă că un rol important revine substanțelor rezultate din metabolismul tisular-celular.

Metode de evidențiere și studiere a vasomotricității: a) observarea cu ochiul liber a culorii tegumentului sau a mucoaselor: în timpul vasoconstricției, culoarea acestora devine palidă; în timpul vasodilatației, sînt roșii, congestionate și calde;

b) măsurarea temperaturii regiunilor tegumentare sau a mucoaselor: în timpul vasoconstricției temperatura scade, pe cînd în timpul vasodilatației temperatura crește;

c) observarea la microscop și măsurarea lumenului vaselor mici: arteriole, capilare și venule, în membranele transparente, cum sînt mezenterul de broască, membrana interdigitală, limba, plămînul broaștei sau observarea capilarelor la om;

d) urmărirea variațiilor de presiune în artere și urmărirea activității inimii;

e) urmărirea prin înscrieri grafice a volumului organelor terminale: pumn, antebraț, picior, penis, rinichi, splină, ansă intestinală, cu ajutorul unor aparate potrivite — pletismografe sau oncografe; vasodilatația este însoțită de creșterea volumului organelor, pe cînd vasoconstricția este însoțită de micșorarea volumului organelor.

4.6.2. FACTORII VASOMOTRICITĂȚII

Agenții capabili să modifice într-un sens sau altul tonusul peretelui vascular sînt factorii care determină fenomenele vasomotoare.

După natura lor pot fi grupați astfel:

a) substanțe ce apar în procesele de metabolism celular, în organele în care se produce vasomotricitatea sau chiar în peretele vaselor: acestea reprezintă *influențe locale*; b) substanțe secretate de unele glande endocrine (adrenalina, vasopresina, etc.): ele constituie *influențe hormonale*; c) *influențe nervoase*.

a) *Influențele locale* se fac simțite în special asupra peretelui capilar, arteriolar și ele sînt acelea care determină debitul circulației capilare. În această categorie cuprindem: substanțele cu caracter acid, în special acidul carbonic, acidul lactic, acidul acetic, acidul piruvic și histamina (roșeața pielii în cazul arsurilor, a loviturilor, în inflamații, depinde în mare măsură de dilatarea capilarelor sub acțiunea histaminei formată în celulele lezate din aceste regiuni); acetilcolina.

b) *Influențe hormonale*. *Adrenalina* și mai ales *noradrenalina* provoacă vasoconstricția generalizată în arteriole la nivelul tegumentului, tubului digestiv, rinichilor, plămînilor și splinei; asupra arteriolelor inimii (în sistemul coronarian) acționează ca un vasodilatator; asupra vaselor din mușchii scheletici, în doză mică este vasoconstrictoare iar în doză mare este vasodilatatoare; acțiunea este însă trecătoare. În repaus, cantitatea de adrenalină și noradrenalină secretată este foarte mică și ea nu influențează lumenul vascular. Într-un efort muscular crescut, cînd debitul circulator al mușchilor crește în urma acțiunii produșilor de catabolism asupra peretelui capilarelor și al arteriolelor din mușchi, în mod reflex, secreția medulosuprarenală este crescută, și, pe lîngă alte fenomene, ea determină vasoconstricția în organele rezervoare de sînge și în tegument, contribuind prin aceasta la menținerea presiunii arteriale constantă.

Vasopresina are o acțiune vasoconstrictoare asupra tuturor arteriolelor (chiar și asupra aceloră din sistemul coronarian), acțiune cu o durată mult mai lungă decît aceea a adrenalinei.

Hormonii corticalei suprarenalelor au, de asemenea, o importanță mare în menținerea tonusului capilar.

Se sugerează intervenția unui factor, nou descoperit, în mecanismul vasodilatator, sub forma polipeptidului *bradikina*, care este eliberat în cursul activității glandelor sudoripare și care joacă rol important în reflexele vasodilatatoare termice; el nu ia parte la reflexele tampon ale sinusului carotidian.

De asemenea, există probe care sugerează că nivelul Na^+ sanguin este un factor important de control al tonusului și puterii de reacție a mușchilor netezi voluntari.

c) *Influențe nervoase*. Experiențele arată că la peretele arteriolelor, în special, vin în permanență impulsuri atît vasoconstrictoare cît și vasodilatatoare.

Impulsurile vasoconstrictoare ajung pe calea fibrelor postganglionare simpatice, ale căror fibre preganglionare pleacă de la celulele coarnelor laterale ale măduvei toracice și lombare. Dacă la un iepure se secționează, în regiunea gîtului, nervul simpatic stîng, se constată că pielea capului și urechea de partea stîngă se înroșesc; dacă se excită capătul periferic al nervului secționat, toată regiunea care se înroșise și era caldă, devine palidă și rece. După secționarea nervilor splanhnici se produce dilatația vaselor regiunii abdominale; iar dacă excităm capătul periferic al nervilor secționați, se produce constricția vaselor cavității abdominale.

Aceste experiențe sînt suficiente ca să arate că pe calea fibrelor simpatice postganglionare vin impulsuri constrictoare la peretele va-

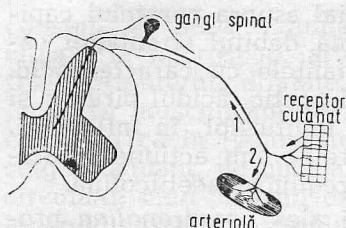


Fig. 212. Schema reflexului de axon:

- 1 — sensul influxului aferent normal;
2 — sensul influxului în reflexul de axon.

selor, impulsuri care măresc tonusul musculaturii acestora și, în consecință, micșorează lumenul vaselor.

Aceste impulsuri își au originea într-un centru vasoconstrictor bulbar, de la care ele trec la celulele măduvei spinării și de aici, prin fibrele simpatiche pre- și postganglionare, la peretele vaselor. Dacă se separă, prin secționare, măduva spinării de bulb, se constată că se produce o vasodilatație generalizată și o scădere a presiunii sîngelui, în urma scăderii tonusului musculaturii din peretele vascular.

Centrul vasoconstrictor bulbar este puternic excitat prin creșterea cantității de acid carbonic și a ionilor de hidrogen în sînge, fie direct, fie în mod reflex prin mijlocirea chemoreceptorilor. De asemenea, primește în permanență impulsuri de la centrii nervoși superiori, aflați în hipotalamus și, mai ales, de la scoarța cerebrală.

Impulsurile vasodilatatoare. În afara fibrelor nervoase vasoconstrictoare, există și fibre nervoase în urma excitării cărora se produce dilatația vaselor. Unele dintre acestea își au originea în sistemul nervos parasimpatic cranio-bulbar sau în cel pelvian; ele însoțesc nervii cranieni și nervul pelvic și se răspîndesc mai ales la peretele vaselor din organele interne.

Fibrele parasimpatice vasodilatatoare sînt bine cunoscute pentru limbă, glandele salivare, organele genitale externe și probabil pentru vezică și rect.

În afara acestor nervi vasodilatatori propriu-ziși, de origine parasimpatică, se mai întîlnesc fibre vasodilatatoare și în rădăcinile posterioare-senzitive ale nervilor rahidieni. Aceste fibre senzitive au pe traiectul lor ramuri ce se termină în peretele arteriolelor. În cazul tegumentului, excitația provocată asupra terminațiilor senzitive, se conduce centripet pînă la o astfel de colaterală pe care se propagă apoi pînă la musculatura din peretele arteriolelor, provocînd relaxarea acesteia — deci vasodilatația. Un astfel de mecanism, care a fost denumit impropriu „reflex de axon” se poate reprezenta schematic ca în figura 212.

Fibrele acestea vasodilatatoare se răspîndesc mai ales la vasele din musculatura scheletică și din tegument.

Impulsurile vasodilatatoare pornesc dintr-un centru vasodilatator care se află în bulb, în apropierea centrului vasoconstrictor.

4.6.3. SISTEMUL NERVOS INTEGRATOR

Centrii vasomotori bulbari se găsesc în stare de activitate permanentă, adică de la ei pornesc în permanență impulsuri motoare — vasoconstrictoare și vasodilatatoare — la peretele vaselor. Într-o activitate fiziologică medie a organismului, impulsurile vasoconstrictoare predomină ca intensitate asupra celor vasodilatatoare și din această

cauză musculatura netedă din peretele vascular se găsește mereu într-o stare de contractură, de *tonus muscular vascular*.

Factorii care întrețin activitatea permanentă a centrilor vasomotorii și deci tonusul vascular sînt multipli: a) influențe nervoase directe cu originea în centrii nervoși superiori bulbului; b) influențe nervoase reflexe cu originea în receptori; c) influențe hormonale; d) influențe de la organele vegetative prin simpatic și parasimpatic.

Toate acestea, ajunse la centrii vasomotori bulbari, îi dinamizează sau îi inhibă.

a) *Influențele nervoase directe* își pot avea originea în centrii nervoși vasomotori din hipotalamus, în alți centri nervoși din bulb sau hipotalamus, ori în scoarța emisferelor cerebrale.

Excitarea hipotalamusului în regiunea planșeului și pereților laterali ai ventriculului III produce vasoconstricție generalizată și creșterea presiunii arteriale, în urma acțiunii centrilor excitați asupra centrilor vasomotori bulbari și centrilor medulari.

Influențele vasomotoare cu originea în centrii din hipotalamus sînt generalizate — adică privesc sistemul vascular, în cea mai mare parte a lui — și în același timp au un caracter bine precizat: vasomotricitatea comandată de ei ușurează realizarea unor funcții mari, cum este termoreglarea, metabolismul hidric și menținerea echilibrului hemicirculator în diferite stări fiziologice: stare de somn, starea de veghe, efort fizic etc.

Centrul respirator din bulb influențează de asemenea activitatea centrilor vasomotori bulbari direct. În timpul inspirației, starea de excitație a centrului inspirator stimulează centrul vasoconstrictor (și inhibă pe cel cardioinhibitor) iar urmarea este creșterea tonusului arteriolelor și creșterea presiunii sanguine. În expirație, lucrurile se petrec exact invers.

De asemenea, la centrii vasomotori bulbari vin în permanență influențe nervoase de la scoarța cerebrală.

b) *Influențele nervoase reflexe* își au originea în excitații ce au loc în anumite segmente ale arborelui vascular, în diferitele organe și în toate suprafețele senzitive ale corpului. Pe calea fibrelor senzitive ale sistemului nervos cerebro-spinal, sau pe calea fibrelor senzitive anexate sistemului nervos vegetativ (simpatic și parasimpatic) impulsurile excitatoare ajung la centrii vasomotori din bulb, unde sînt transformate în impulsuri motoare (vasomotoare) fie constrictoare, fie dilatatoare, după calitatea impulsurilor excitatoare.

Se crede că ar fi unele fibre senzitive care declanșează numai reflexe vasoconstrictoare (fibre presoare) și altele ce declanșează numai reflexe vasodilatatoare (fibre depresoare).

Un exemplu de reflex vasomotor medular este *reacția lui Brown—Sequard și Tholozan* (1858): se introduce mîna stîngă în apă rece și se constată că, în scurt timp, în mîna dreaptă se produce a vasoconstricție care se exteriorizează printr-o ușoară scădere a temperaturii și o micșorare a volumului mîinii. Reacția este de sens invers dacă se introduce mîna stîngă în apă caldă. Distrugerea centrilor medulari, rezecția ganglionului stelat, sau întreruperea rădăcinilor anterioare și a

ramurilor comunicante, face să dispară amîndouă reflexele, ceea ce dovedește că ele se fac prin centrii medulari.

În condiții fiziologice, în activitatea normală a organismului reflexele vasomotoare sînt declanșate de excitații mecanice, chimice și termice.

Dintre reflexele vasomotoare, o atenție deosebită trebuie dată aceloră cu originea în fibrele senzitive din peretele vaselor. În peretele vascular (în tunica lor mijlocie) în vecinătatea endoteliului se găsesc terminații nervoase senzitive (asemănătoare corpusculilor senzitivi Pacini și Krause), *receptori senzitivi vasculari*. Unii dintre acești receptori sînt sensibili mai ales la variațiile de presiune ale singelui: sînt *presoreceptori*, sau *baroreceptori*; alții sînt sensibili mai ales la modificările de compoziție chimică a singelui, sînt *chemoreceptori*.

Zonele reflexogene. În unele regiuni ale arborelui vascular, se observă o îngrămădire de astfel de receptori, formînd adevărate zone senzitive numite și *zone reflexogene*.

Astfel sînt: *zona sino-carotidiană*, la nivelul bifurcației fiecăreia dintre cele două carotide; *zona cardioaortică*, la nivelul cîrjei aortice (fig. 213); apoi alte zone în arterele mari intestinale și renale.

Reflexele declanșate de zonele reflexogene influențează nu numai tonusul centrilor vasomotori, ci și centrii cardiaci, împreună cu cei adrenalino-secretori, realizînd astfel reflexe cardiovasculare generalizate.

Dacă se separă sinusul carotidian „in situ” astfel încît să poată fi perfuzat artificial cu sînge sau ser fiziologic la o anumită presiune, menținîndu-se intacte legăturile lui nervoase, se pot observa următoarele:

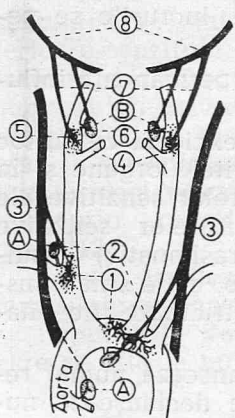


Fig. 213. Schema organizării zonelor reflexogene cardioaortică (A) și sino-carotidiană (B):
1 — baroreceptori aortici;
2 — nervii depresori; 3 — nervii vagi; 4 — carotidele externe; 5 — sinusul carotidian;
6 — baroreceptori carotidieni;
7 — nervii sinocarotidieni;
8 — nervii glosfaringieni.

— cînd presiunea lichidului de perfuzie este mică (40 mmHg) presiunea arterială în organism crește și se menține la un nivel ridicat paralel cu creșterea activității inimii. Presiunea coborîtă a lichidului de perfuzie excită presoreceptorii din sinusul carotidian perfuzat, excitațiile acestuia ajung la centrii vasomotori din bulb, pe calea fibrelor *nervului depresor Hering* — corespunzător; de la aceștia se determină pe de o parte, vasoconstricția generalizată și prin aceasta creșterea presiunii arteriale iar pe de altă parte influențează centrul cardiac bulbar, inhibînd influxurile vagale și prin aceasta face să crească debitul cardiac.

— cînd presiunea serului de perfuzie este mare (de 180—200 mmHg) se constată o scădere a presiunii arteriale în corp, iar activitatea inimii slăbește. Presiunea crescută în sinusul carotidian, excită presoreceptorii, iar excitarea acestora determină în mod reflex, în centrii bulbari o slăbire a impulsurilor vasoconstrictoare și o întărire a celor vagale, inhibitoare; urmarea este scăderea generalizată a presiunii arteriale.

c) *Influențele umorale asupra centrilor vasomotori bulbari.* Aceștia pot fi influențați de modificările survenite în compoziția sîngelui. Substanțele rezultate din procesele de metabolism au o acțiune locală asupra vaselor, în organele în care se produc dar, intrate în sînge, influențează și centrii vasomotori.

Excesul moderat de CO_2 în sînge mărește tonusul centrilor vasoconstrictori provocînd constricția generalizată a vaselor, cu creșterea presiunii sanguine; deficitul de CO_2 (după o ventilație pulmonară intensă și susținută) produce vasodilația cu hipotensiune.

Integrarea funcției circulatorie. Homeostazia funcției circulatorie este rezultatul integrării unui sumum de homeostazii parțiale: homeostazia presiunii arteriale, realizată pe baza mecanismelor reflexogene (sino-carotidiene și cardio-aortice), ca și pe aceea a reflexului miogenic a lui Bayliss (musculatura netedă arterioară se comportă ca și cea digestivă: constricția prin contracție ca urmare a destinderii provocată de creșterea presiunii arteriale); homeostazia activității cardiace, pe baza reflexului Bainbridge sau a legii lui Starling etc., ca și a reflexelor cu punctul de plecare în zonele reflexogene sau în interrelațiile dintre centrii bulbari (fig. 214).

Controlul dominant integrator este realizat de către centrii nervoși hipotalamo-corticali (în special sistemul limbic) prin acțiunea lor asupra centrilor bulbari (cardio-regulatori și vasomotori), dar și prin mijlocirea unor mecanisme care acționează asupra receptorilor sau asupra efectorilor. Astfel adrenalina eliberată în cursul unor emoții sau a unui exercițiu fizic intens, are o acțiune asupra baroreceptorilor zonelor reflexogene, schimbînd astfel nivelul variabilei controlate, adică a presiunii arteriale centrale, pe lângă efectele sale specifice asupra efectorilor: creșterea forței de contracție a miocardului și mărirea tonusului peretelui arterioară; hormonii corticosuprarenali acționează asupra sistemului efector, modificînd reactivitatea vaselor.

Același sistem dominant integrator hipotalamo-cortical integrează funcția circulatorie în sistemele fiziologice care realizează diferitele acte de comportament cum ar fi cele termoregulatorie (de luptă împotriva răcirii sau încălzirii corpului homeoterm), de apărare, sexuale etc.

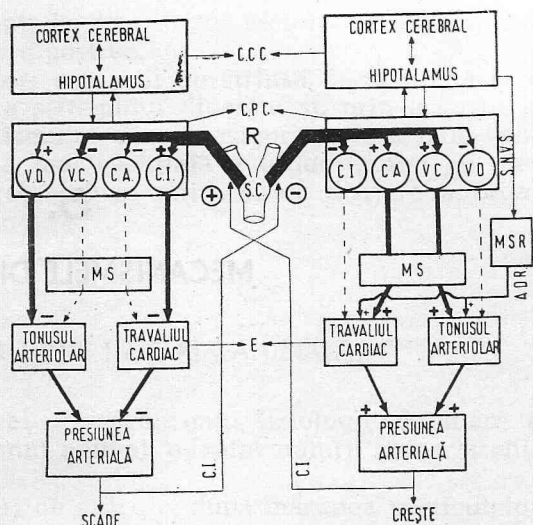


Fig. 214. Schema generală a sistemului de integrare a mecanismelor cardiac și vasomotor care asigură reglarea presiunii arteriale:

R — zonele receptoare reflexogene care informează centrii bulbari cardiace (CI și CA) și vasomotorii (VC și VD) despre variațiile presiunii arteriale; MS — măduva spinării; MSR — medula suprarenală; CI — conexiune inversă; E — efectorii.

5.

MECANISMELE DIGESTIEI

Digestia este un proces biochimic și mecanic care se petrece în tubul digestiv al animalelor, în cursul căruia alimentele brute sînt transformate în substanțe mai simple pe care apoi organismul le poate absorbi și utiliza în procesele de metabolism intermediar.

Factorii digestiei sînt: alimentele și sucurile digestive.

Alimentele, oricare ar fi ele, carnea, pîinea, laptele etc., introduse în organismul viu pe o altă cale decît cea normală, a tubului digestiv, nu pot fi utilizate; mai mult, ele determină o serie de reacții de apărare.

Alimentele obișnuite — carnea, pîinea, brînză, laptele, legumele — sînt, din punct de vedere chimic, substanțe complexe, formate în cea mai mare parte din protide, lipide și glucide, fie de origine animală, fie de origine vegetală; alături de acestea în alcătuirea lor mai intră săruri minerale, apă și vitamine. În procesul de digestie, aceste substanțe, insolubile și greu difuzabile, sînt desfăcute în elementele lor componente, mai simple, solubile, apoi prin procesele de absorbție trec în sînge, la celule, unde intră în procesele de metabolism intermediar.

Moleculele mari de *protide* sînt scindate în aminoacizi (elementele lor de bază) și numai sub forma aceasta se pot absorbi; *lipidele* sînt desfăcute în acizi grași și glicocerol; moleculele de *glucide* — amido-noasele — sînt scindate în ozele componente și astfel absorbite.

Resturile alimentare nedigerate sînt eliminate la exterior sub formă de *fecale*.

Toate procesele din tubul digestiv sînt posibile datorită proprietății ce o are acesta de a secreta sucuri digestive capabile să determine hidroliza substanțelor alimentare și datorită activității lui motoare specifice.

Digestia alimentelor este astfel rezultatul interacțiunii dintre alimente, cu proprietățile lor (compoziție chimică, stare fizică) și sucurile digestive, în diferitele segmente ale tubului digestiv, cu proprietățile lor. În permanență digestia și ca urmare, întregul proces de nutri-

ție al organismului animal, depinde de cei doi factori: de natura alimentelor și de puterea sucurilor digestive.

Interrelația acestor doi factori este atât de strânsă, încât hrana este un factor puternic de dirijare a sistemului digestiv și, prin aceasta, a întregului metabolism al organismului. Hrana asigură — așa cum spunea Pavlov — legătura cea mai esențială a organismului cu mediul său înconjurător și în același timp mijlocul de dirijare a organismului viu în sensul dorit de noi.

5.1. TIPURI DE NUTRIȚIE ÎN SERIA ANIMALĂ

Conformația aparatului bucal și mecanismul fiziologic de luare a hranei este foarte diferit în regnul animal, adaptat naturii fizice și chimice a alimentelor.

Dăm mai jos o serie de tipuri de nutriție, după mărimea particulelor alimentare.

Microfage. a) *Animale care înglobează particule de alimente mici* față de mărimea corpului lor, prin filtrarea apei: unii crustacei mici, lamelibranhiatele, unii pești, balena. b) *Animale care sug lichide organice* (sînge, sucuri din plante, conținut intestinal): hirudinee, lepidoptere, hemiptere, diptere, viermi paraziți.

Macrofage. a) *Animale care înghit hrană întreagă* — actinii, asteroide, unii pești (știuca, rechinul, șalăul), amfibieni, ofidieni, unele păsări, mamiferele de apă (delfinul). b) *Animale care amestecă hrana în anumite porțiuni ale tubului digestiv* — în stomac — crocodilul, în stomacu. triturator — păsările granivore, — în esofag — șerpii care înghit ouă, — în gură — rumegătoarele. c) *Animale care sfîșie hrana înainte de a o amesteca sau o înghit* — rozătoarele, marsupialele, felide, păsările carnivore, coleopterele, cefalopodele; melcul (cu radula), echinodermele (cu „lanterna lui Aristotel”); tot aici intră și ierbivorele (cu buzele sau cu dinții).

Mărunțesc hrana la exteriorul corpului cu ajutorul unor sucuri digestive: larvele de Lampyrus, de Dytiscus, de Hydrophylus.

Iau hrana parenteral: Cestodele, Acanthocephalii.

5.2. DIGESTIA INTRACELULARĂ

La metazoare, procesele digestive se petrec în lumenul diferitelor compartimente ale tubului digestiv, sub influența diastazelor și a mișcărilor tractului digestiv.

Dar procese digestive au loc și în interiorul unora din celulele corpului, chiar la animalele superioare: procesul de fagocitoză, propriu leucocitelor singelui, este posibil datorită tocmai fenomenului de di-

gestie intracelulară. La animalele unicelulare — Protozoare — și chiar la Spongieri, unele Celenterate și la Viermii turbelariați, digestia intracelulară este singura formă de digerare a hranei.

De la început trebuie să deosebim digestia intracelulară care se face în vacuolele digestive, de degradarea intraprotoplasmatică cu care începe procesul de catabolism al substanțelor proprii, în cursul metabolismului intermediar.

Mecanismul digestiei intracelulare. În efectuarea actului digestiei intracelulare putem deosebi trei etape: a) luarea (încorporarea) hranei, cu formarea unei vacuole digestive; b) secreția de diastaze hidrolizante, vărsarea lor în vacuolele digestive și digestia propriu-zisă; c) absorbția produșilor solubili și difuzibili (rezultați prin digestie) și eliminarea resturilor nedigerate, la exteriorul corpului.

a) Luarea hranei și formarea unei vacuole digestive, la unele amibe, la amibocitele hemolimfei nevertebratelor și leucocitele singelui vertebratelor se face prin oricare regiune a membranei lor periplasmatică, cu ajutorul pseudopodelor (fig. 215).

Infuzorii (*Paramecium*, *Stentor*, *Vorticella*) încorporează „bolul alimentar” (format din particulele alimentare antrenate odată cu apa de către bătaia cililor regiunii „orale”) printr-o regiune determinată a suprafeței corpului lor, prin citofaringe.

Tot la protozoare mai întâlnim și o a treia formă de încorporare a hranei: la Rhizopode, particulele alimentare (de obicei Diatomee) în momentul în care ating prelungirile protoplasmice (pseudopodele permanente foarte ramificate ale acestora) rămân prinse și sînt acoperite de masa de protoplasmă ce se revarsă asupra lor (fig. 216).

Particula alimentară împreună cu o mică cantitate de apă (încorporată odată cu hrana) formează în masa de protoplasmă o vacuolă digestivă în interiorul căreia vor avea loc toate procesele digestive. Așadar și în cazul digestiei intracelulare nu putem vorbi de o digestie intraprotoplasmatică, ci de o digestie extraprotoplasmatică.

b) În interiorul vacuolei digestive sînt vărsate hidrolazele lizozomale sau cele sintetizate în timpul digestiei de către sistemul ergastoplasmatic (fig. 217). Activitatea diastazică este ajutată uneori și de

Fig. 215. Încorporarea hranei (pa) de către *Amoeba* sp. (A) și de către *Monas vestita* (B):
ps — pseudopod; fl — flagel; zo — zona orală.

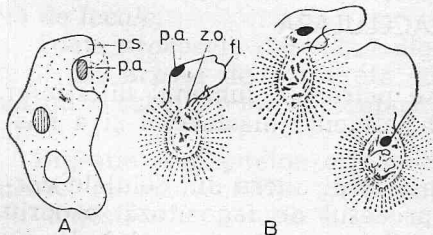
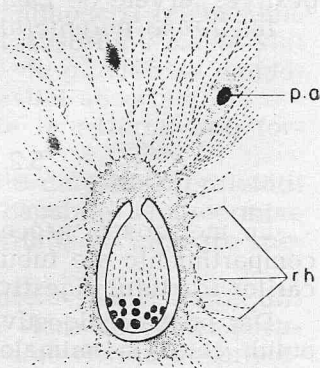


Fig. 216. Încorporarea hranei la *Gromia oviformis*:
pa — particulă alimentară; rh — rhizopode.



transformări mecanice ale hranei, ce se pot petrece în interiorul vacuolei digestive: vacuola digestivă inițială se poate fragmenta într-un număr mare de vacuole mici, fiecare conținând o porțiune din particulele alimentare înglobate. De asemenea, în cursul digestiei intracelulare, reacția ionică (pH -ul) a conținutului vacuolei digestive se modifică, reacția acidă inițială fiind înlocuită, odată cu evoluția procesului digestiv, cu una alcalină, lucru care face posibilă activitatea diferitelor sisteme diastazice.

La Rhizopode, vacuola digestivă se naște la locul unde prada a fost fixată de prelungirile protoplasmatice; după digerarea ei, vacuola poate migra în corpul celular unde se continuă absorbția produșilor de hidroliză.

c) Produșii solubili și difuzibili, rezultați în urma digestiei se absorb — trec din vacuola digestivă în protoplasmă — iar restul nedigerat este împins treptat spre periferie, unde este expulzat prin exocitoză.

Digestia intracelulară la Spongieri, Celenterate și unii viermi, a fost descrisă pentru prima oară amănunțit în lucrările clasice ale lui *Mecnikov* (1877). La Spongieri, particulele alimentare sînt luate din apa care circulă prin canalele corpului de către celulele endodermului (de cuanocitele acestuia) sau de către celulele libere — amibocitele — și digerate intracelular. Produșii rezultați din digestie trec apoi de la celulă la celulă. Aceasta reprezintă forma cea mai veche filogenetic de schimb între celule, înlocuită ulterior cu forma superioară, de transmitere la distanță prin diversele umori ale corpului (sîngele, plasma interstițială și limfa).

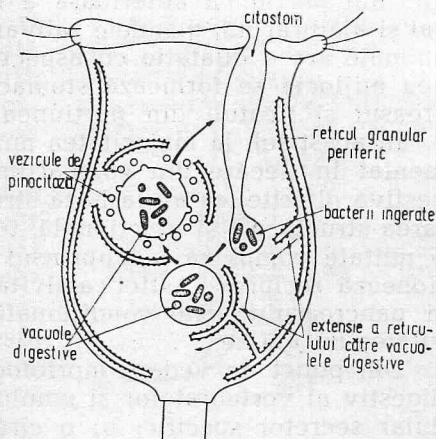


Fig. 217. Transportul de enzime de la ergastoplasmă la vacuola digestivă, la *Epistylis*.

5.3. DIGESTIA LA METAZOARE

La animalele pluricelulare tubul digestiv suferă schimbări în cursul dezvoltării regnului animal. De la cavitatea digestivă primitivă a hidrei și actiniilor, cu o singură deschizătură, prin care are loc atât pătrunderea hranei, cât și eliminarea resturilor nedigerate, se ajunge la viermi, la tubul dispus pe toată lungimea corpului, cu un orificiu bucal și un orificiu anal; toate porțiunile tubului digestiv, în acest stadiu de dezvoltare, au aceeași funcție încă nediferențiată.

La animalele superioare acest canal primar se diferențiază în legătură cu caracterul alimentației și particularitățile biologice ale vieții

lor: din porțiunea anterioară a intestinului se formează orificiul bucal și alăturat lui, glandele salivare, faringele și esofagul (care la unele animale are o dilatație cu aspect de gușă sau de stomac); din porțiunea mijlocie se formează stomacul, duodenul, intestinul subțire, pancreasul și ficatul; din porțiunea terminală, intestinul gros și rectul.

În acest fel, la majoritatea animalelor tubul digestiv este compartimentat în fiecare din compartimentele lui petrecându-se procese digestive diferite, ce au la bază structuri diferite. Cu toată compartimentarea structurală și funcțională, tubul digestiv și anexele sale formează o unitate complexă în cuprinsul căreia diferitele segmente se condiționează reciproc. Astfel, activitatea secretorie normală a stomacului și pancreasului este condiționată de pătrunderea alimentelor în cavitatea bucală etc.

Din punct de vedere morfologic și structural, caracteristic tubului digestiv al vertebratelor și omului, în general, sînt: a) un aparat glandular secretor specific; b) o circulație sanguină foarte abundentă; c) o inervație vegetativă dublă (simpatică și parasimpatică); d) o musculatură netedă, longitudinală și circulară, cu proprietăți motoare automate și ritmice; e) o mucoasă acoperită cu un epiteliu de o extraordinară activitate metabolică și mitotică: indicele mitotic fiind ridicat, de la 60 la 75%; in vitro celulele nu absorb decît într-o atmosferă de oxigen aproape pur; încorporează foarte activ trasorii radioactivi (^{32}P). Celulele epitelului cad în lumenul intestinal și eliberează aici catestinele și enzimele lor litice participînd astfel activ la procesul digestiv. Timpul de reînnoire a epitelului mucoasei intestinului subțire (inclusiv a pilorului) este de 1,3 la 1,9 zile; diviziunile celulare sînt mai numeroase dimineața decît seara; lipsa de hrănire reduce numărul mitozelor, prinzurile le crește.

5.3.1. PROCESELE SECRETORII ALE TUBULUI DIGESTIV

Saliva. Sucul digestiv din cavitatea bucală este secretat de către cele trei perechi de glande salivare, la care se adaugă și celulele mucoase: a) *glandele parotide*, secretă o salivă fluidă și limpede; b) *glandele submaxilare*, secretă o salivă ușor vîscoasă, filantă și ușor opalescentă; c) *glandele sublinguale*, secretă o salivă vîscoasă și opalescentă, datorită unei cantități mari de mucus; d) *celulele glandulare mucoase*, răspîndite neuniform în mucoasa cavității bucale, formează pe palatin așa-numita „glandă palatină”.

Saliva ce se poate obține din cavitatea bucală este rezultată din amestecul secrețiilor parțiale ale acestor glande; din această cauză i se mai spune salivă totală sau mixtă.

Metabolismul glandelor salivare. Saliva eliminată în cavitatea bucală de către fiecare glandă, este rezultatul integrării proceselor fiziologice, care au loc la nivelul celulelor acinoase și a celor care mărginesc canalele excretore (fig. 218).

Consumul de O_2 în repaus este cuprins între 0,01 și 0,05 ml/min/g de glandă; această valoare este aproximativ de 6 ori mai mare decît aceea a mușchilor în repaus. Cînd glanda este stimulată consumul de

oxigen se mărește. Există o relație lineară între surplusul de O_2 consumat și debitul salivei. Un ml de salivă necesită 0,3 ml de oxigen. La începutul stimulării, conținutul glandei în glicogen și în fosfocreatină diminuează și este contractată o mică datorie de oxigen. Glandele submaxilare în repaus, la câine consumă 0,8—2,9 (2,1 în medie) mg de glucoză per gram de glandă și per oră, iar când sînt stimulate consumă o cantitate suplimentară cuprinsă între 0,7 și 2,7 (1,5 în medie) mg/ml de salivă secretată. Aceste cifre transpuse la glandele salivare umane, arată că secreția unui litru pe zi necesită 1,5 g glucoză în plus față de nevoile de repaus ale glandei. Cheltuiala energetică este de 6 calorii per litru. Consumul de oxigen rămîne ridicat cîteva minute după terminarea secreției salivare — este refacerea potențialului energetic din repaus.

Metode de obținere. La om, se poate obține cu ajutorul unei capsule speciale. La animale se recoltează prin mijlocirea fistulelor temporare (acute) sau a fistulelor permanente (cronice), realizate după tehnici adecvate.

Aspectul fizic. Saliva mixtă este un lichid incolor transparent, ușor filant, cu reacție alcalină față de hîrtia de turnesol și o densitate de 1,002—1,006.

Cantitatea de salivă secretată depinde de cantitatea alimentelor și de conținutul în apă al acestora: în general, alimentele uscate determină secreția unei cantități mai mari de salivă decît cele umede ori apoase; astfel, un cal care mănîncă fin secretă 500—600 ml salivă/h; pentru ovăz 750—800 ml; pentru iarbă 260—300 ml; pentru sfeclă 175—200 ml.

Compoziția chimică. Saliva este alcătuită din 94—96% apă, 2—3% substanțe minerale și 2—3% substanțe organice. Elementele minerale sînt: clorura de sodiu și de potasiu, carbonații de calciu care-i dau alcalinitatea, bicarbonații de calciu și fosfații de calciu și magneziu, care-i dau proprietatea de soluție tampon. Substanțe organice: mucină, care-i dă viscozitatea, sulfocianuri de sodiu și potasiu, în cantitate mică, diastaza salivară *ptialina* sau *amilaza* salivară, care acționînd în mediu alcalin poate hidroliza glucidele chiar pînă la stadiul de maltoză; se mai poate găsi și uree; stimularea parasimpatică face să apară o enzimă proteolitică care acționează asupra globulinelor plasmatice din lichidul interstițial, formînd o polipeptidă vasodilatatoare *bradikina*.

În salivă se mai întîlnesc și o serie de elemente figurate: celulele epiteliale exfoliate și unele microorganisme, care alcătuiesc așa-numita floră bucală.

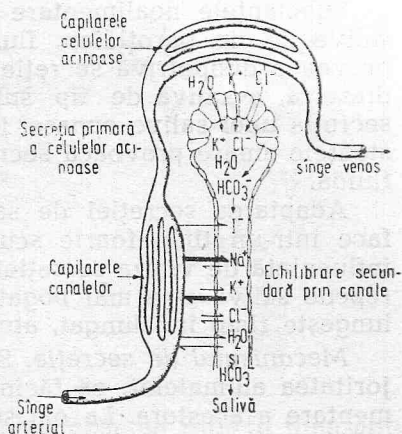


Fig. 218. Schema schimburilor de electroliți în cursul secreției de salivă de către glanda parotidă a câinelui.

Substanțele nealimentare — fără gust — determină secreția unei salive de tip parotidian, fluidă, fără mucină. Substanțele alimentare provoacă dimpotrivă secreția unei salive foarte bogate în mucus și în diastază, o salivă de tip submaxilar. Substanțele acide declanșează secreția unei salive apoase, fluide, cu o reacție puternic alcalină; substanțele amare provoacă secreția unei cantități mari de salivă apoasă, fluidă.

Adaptarea secreției de salivă la natura chimică a alimentelor se face într-un timp foarte scurt. De asemenea compoziția salivei este influențată de viteza secreției și de timpul de secreție; dacă se secretă repede saliva este mai bogată în reziduu uscat, dacă secreția se prelungește timp îndelungat, atunci substanțele organice scad în salivă.

Mecanismul de secreție. Secreția de salivă este discontinuă la majoritatea animalelor, ea făcându-se numai în cursul perioadelor de alimentare a acestora. La om secreția este continuă, ea intensificându-se sub acțiunea substanțelor alimentare și chiar a apei. La rumegetoare, de asemenea secreția de salivă parotidiană este neîntreruptă: la o vacă adultă se secretă, în medie aproximativ 56 litri în 24 ore.

Secreția de salivă este sub dependența sistemului nervos, prin mijlocirea nervilor secretori, de origine parasimpatică și simpatică.

Excitarea nervului coarda timpanului provoacă o vasodilație în glandă, o creștere de 4—8 ori a debitului sanguin, o creștere de 2—3 ori a consumului de oxigen și declanșează, în câteva secunde, o salivă abundentă submaxilară.

Excitarea nervului auriculotemporal produce efecte analoage la nivelul glandelor parotide.

Excitarea fibrelor simpatice produce în glanda submaxilară și sublinguală secreția unei cantități mici de salivă vâscoasă, mai bogată în K, Ca, mucină și albumină și mai săracă în Cl și Na decât cea rezultată în urma excitării nervului coarda timpanului.

Injectarea de acetilcolină sau de pilocarpină are aceleași efecte ca și excitarea fibrelor parasimpatice.

Excitanții naturali, care declanșează secreția salivară la animale, sau care intensifică secreția salivară la om, sînt alimentele care intră în cavitatea bucală.

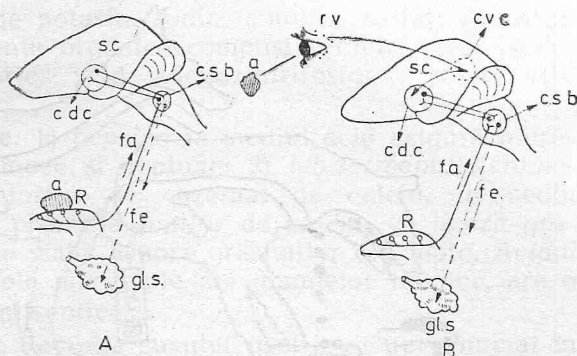
Contactul lor chimic cu receptorii gustativi, sau mecanic și termic cu receptorii adecvați, din gură, declanșează actele reflexe secretoare salivare, atât la copilul sugar ori la puiul mamiferelor, cît și la organismul adult. Acesta este mecanismul reflex nervos înăscut, numit de către Pavlov și *necondiționat* (fig. 219, A).

În afara acestuia, mai există *mecanismul reflex condiționat* al secreției psihice (fig. 219, B), numai la vederea alimentelor, la mirosul sau la auzul pregătirii lor, la vederea vasului în care se țin, ca și la auzul pașilor îngrijitorului; la om, chiar și la auzul sau citirea numelui unui aliment.

Rolul salivei în organism: a) umezește în permanență cavitatea bucală; b) înmoaie alimentele și ușurează masticția, prin apa ce o conține; prin mucină, ușurează aglutinarea lor în bolul alimentar și înghițirea lor; c) solvă în parte alimentele și face posibilă perceperea

Fig. 219. Schema mecanismului nervos reflex necondiționat (A) și a celui condiționat (B) de secreție a salivei, la câine:

a — aliment; R — receptor gustativ; fa — fibre nervoase aferente; csb — centru secretor în bulb; cdc — centru gustativ; cvc — centru vizual; sc — scoarța cerebrală; rv — receptori vizuali; fe — fibre eferente; gl.s. — glanda salivară.



gustului lor și prin aceasta declanșează mecanismele reflexe înnăscute ale secreției de salivă, de suc gastric și suc pancreatic; d) datorită prezenței ptialinei, începe procesul de hidroliză al glucidelor alimentare; e) reglează aciditatea sucului gastric și constituie un factor de apărare împotriva substanțelor puternic acide sau puternic alcaline care pătrund în cavitatea bucală; f) îndeplinește și un rol excretor: saliva este calea normală de eliminare a iodurilor, bromurilor și coloranților din organism; de asemenea, în salivă se pot regăsi mercurul, plumbul, antimoniu; tot prin salivă se elimină și o cantitate mică de uree.

După Cl. Bernard fiecare fel de salivă ar îndeplini anumite roluri: saliva submaxilară, a cărei secreție este stimulată de gustul alimentelor, este saliva de gustatie; aceea a parotidei umezește mucoasa bucală și înmoaie alimentele, ușurând masticția; cea sublinguală ușurează aglutinarea alimentelor în bolul alimentar și favorizează deglutiția.

Sucul gastric. Este suc secretat de glandele gastrice: a) *glandele fundice*, — glande tubulare — cu cele două feluri de celule: *principale*, ce secretă diastazele sucului gastric; *marginale sau bordante*, care secretă în special acidul clorhidric; b) *glandele pilorice*, de tip acinos, lipsite de celule marginale, secretă mai mult mucus cu funcția de a ușura deplasarea alimentelor la suprafața peretelui gastric; c) *celulele producătoare de mucus*, a căror secreție protejează mucoasa gastrică de acțiunea diastazelor gastrice proteolitice.

Metode de obținere. La om, metoda sondelor gastrice și metoda fistulelor accidentale; la animale, prin sondele gastrice, fistulele gastrice acute sau fistulele gastrice cronice.

Posibilitatea obținerii unui suc gastric pur și asemănător celui secretat în mod natural de glandele gastrice în cursul digestiei, se datorește lui I. P. Pavlov care, folosind tehnica *fistulei gastrice cronice combinată cu esofagotomia* și tehnica *fistulei cronice a „micului stomac”* a putut urmări întreaga activitate secretoare a stomacului.

Fistula gastrică cronică și esofagotomia se realizează în două etape: la un câine operat aseptice se introduce o canulă argintată în peretele stomacului și al tegumentului abdominal ventral. Când animalul este complet refăcut, este supus unei esofagotomii.

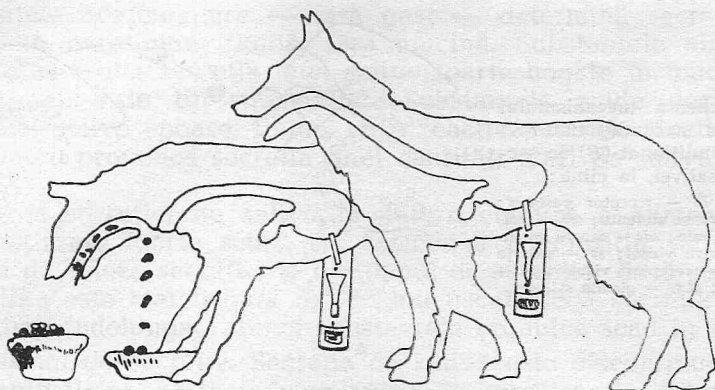


Fig. 220. Cîine cu fistulă gastrică cronică și esofagotomie (stînga); cîine cu „micul stomac” (dreapta).

Acum, toate alimentele introduse în gură, cad în afară prin gura esofagului cusută la tegument și tot acum se pot introduce alimentele în stomac, fie prin gura esofagului cusut la tegument, fie prin canula metalică din stomac (fig. 220).

Cu un astfel de cîine se poate face o hrănire falsă, un „prînz fictiv”. După 5—6 minute de la introducerea alimentelor în gură și căderea lor la exterior prin esofagul secționat, se constată o secreție abundentă de suc gastric pur, neamestecat cu alimente. Sucul gastric obținut nu reflectă însă întregul complex de factori ai secreției naturale: acum lipsește contactul chimic și mecanic dintre alimente și perețele stomacului.

Prin metoda „micului stomac” după Pavlov acest neajuns este evitat (fig. 220).

Dezvoltînd și perfecționînd tehnica „micului stomac” a lui Heidenhain, Pavlov separă incomplet o porțiune din stomac care rămîne în legătură cu restul stomacului prin fibrele nervoase și sistemul circulator menținute intacte. La această porțiune separată se fixează o canulă metalică (fig. 221). Sucul gastric obținut prin micul stomac va oglindi întregul complex de condiții în care se face secreția în cursul activității digestive normale.

Aspectul fizic. Sucul gastric este un lichid limpede, incolor, inodor, ușor filant datorită mucinei, cu reacție acidă, avînd pH-ul cuprins între 1,4—1,8 și o densitate de 1,001—1,010. Cantitatea de suc gastric secretată depinde de natura și cantitatea alimentelor ingerate.

Compoziția chimică. Conține în medie 97% apă și 3% substanță uscată formată din: a) sub-

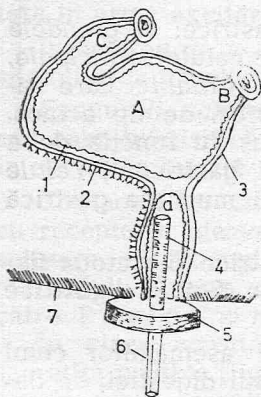


Fig. 221. „Micul stomac” izolat :

1 — mucoasă; 2 — musculară; 3 — seroasă; 4 — tub de scurgere a sucului gastric din micul stomac (a); 5 și 6 — canula gastrică; 7 — tegumentul ventral; A — stomacul cu cardia (B) și pilorul (C).

stanțe anorganice: cloruri de potasiu, sodiu, amoniu, sulfați și fosfați în cantitate mică; b) substanțe organice compuși proteici, acid lactic, glucoză, acid creatin-fosforic, acid adenzintrifosforic, uree, acid uric, etc.

Importante sînt *diastazele*: 1) *pepsina* în mediul acid asigură hidroliza protidelor pînă la albumoze și peptone; 2) *lab-fermentul* (*chimo-zina*), cazeifică laptele sub formă de cazeinat de calciu, în mediu neutru, acid sau alcalin, în prezența ionilor de calciu; 3) *lipaza gastrică*, are o acțiune destul de slabă asupra grăsimilor din lapte. *Acidul clorhidric*, secretat de celulele marginale ale glandelor fundice, are o acțiune dublă: digestivă și antiseptică.

Mecanismele de secreție. Secreția sucului gastric se face numai în timpul digestiei; în absența hranei, glandele se găsesc în repaus.

Excitantul natural al secreției îl constituie alimentele. Contactul acestora cu receptorii gustativi și cu mucoasa gastrică, declanșează secreția de suc gastric.

Secreția odată declanșată, durează ore întregi.

a) *Secreția de suc gastric sub controlul sistemului nervos* poate fi declanșată fie printr-un mecanism nervos reflex înnăscut, fie printr-un mecanism reflex condiționat.

Secreția reflex-necon condiționată se produce la contactul chimic al alimentelor cu receptorii gustativi din cavitatea bucală și la contactul dublu — chimic și mecanic — al alimentelor cu chemoreceptorii mucoasei stomacului.

Natura reflexă a secreției de suc gastric determinată de factorii mecanici a fost dovedită experimental de Bîkov prin două modele: la un cîine cu stomacul izolat după metoda lui Pavlov a micului stomac, în cazul excitării mecanice a marelui stomac (prin umflarea unui balon în el) se produce secreția de suc gastric și în micul stomac; excitarea mecanică a stomacului nu este capabilă să producă secreția de suc gastric cînd legăturile sale nervoase sînt întrerupte.

Secreția reflex-con condiționată este declanșată de vederea, mirosul, sau auzul pregătirii alimentelor; la om, chiar și numai la auzul numelui alimentelor.

b) *Secreția chimică*. În afara mecanismelor reflexe nervoase, necon condiționate sau condiționate, de secreție explozivă, mai există un mecanism umoral care se realizează prin pătrunderea în sînge a unor substanțe (*gastrina*) care, ajunse la celulele secretoare, declanșează secreția. Alimentele introduse direct (prin canulă, la un cîine) în stomacul ale cărui legături nervoase extrinseci erau tăiate, declanșează după 60—80 minute secreția de suc gastric.

Cantitatea totală de suc secretat în cursul unei perioade digestive rezultă din însumarea aritmetică a cantităților parțiale secretate prin diversele mecanisme nervoase, pe de o parte, și prin mecanismul umoral, pe de altă parte. După o perioadă de latență de 5—6 minute după ingestă, secreția se intensifică și ajunge maximă în decurs de 15—20

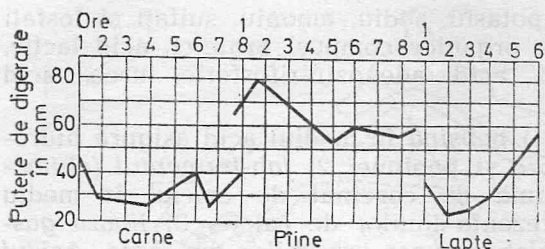


Fig. 222. Relația între puterea digestivă a sucului gastric și natura chimică a alimentelor ingerate.

alcoool; rezultată din desfacerea aminoacidului histidină ce apare în cursul proceselor digestive.

Factorii care inhibă secreția de suc gastric: a) grăsimea neutră, în primele 2—3 ore de la introducerea în stomac, inhibă secreția iar în orele următoare provoacă secreția de suc cu o putere digestivă mică; b) acidul oleic, sărurile în soluții concentrate, bicarbonatul; c) la om și în timpul miniei, în cazul percepției unui miros neplăcut în cursul mesei, sau în urma introducerii în gură a unei substanțe cu gust neplăcut.

Rolul sucului gastric. Datorită stării sale fizice și compoziției chimice, sucul gastric solvă și înmoaie alimentele făcând posibilă mărunțirea lor mecanică; hidrolizează moleculele complexe proteice în substanțe mai simple; are o acțiune antiseptică.

Sucul intestinului subțire. Sucul care se poate recolta din intestinul subțire rezultă din amestecul a trei lichide și anume: *sucul intestinal propriu-zis*; *sucul pancreatic* și *bila* secretată de ficat.

Sucul intestinal propriu-zis. Este secretat de glandele tubulare ale lui Lieberkühn, răspândite în toată lungimea intestinului subțire (între ele găsindu-se glande mucoase iar la baza lor celule secretoare speciale, celulele lui Paneth) și de către glandele Brünner, prezente numai în regiunea duodenală a mucoasei intestinale; acestea din urmă secretă un suc alcalin, bogat în mucus și *enterokinază*.

Metode de obținere. La *oameni*, se recoltează cu ajutorul fistulelor intestinale accidentale sau chirurgicale, ori cu ajutorul sondelor intestinale. La *animale* se folosește metoda fistulei cronice după Tiry-Vella. Alimentele pătrunse în intestin excită chimic și mecanic mucoasa iar pe cale umorală și nervoasă se stimulează în mod reflex (prin mecanisme reflexe locale) atât secreția de suc în tubul intestinal, cât și în ansa izolată. Pavlov transformă ansa astfel izolată într-un inel, printr-o sutură termino-terminală a celor două extremități ale lui, în care introduce apoi o canulă ce se deschide cu un capăt la tegument.

Aspectul fizic. Sucul intestinal este un lichid opalescent cu miros aromatic, cu reacție alcalină, datorită NaCO_3H și KCO_3H pe care le conține și filant din cauza mucusului abundant; pH-ul se menține în jurul valorii de 8,3 la om.

minute; fiecărui fel de aliment îi corespunde un anumit tip de secreție (fig. 222).

Factori care influențează secreția de suc gastric. Secreția de suc gastric este stimulată de: a) produși de digestie albuminoidă (peptone); b) substanțe extractive, solubile în apă, care există în carne, legume, pește; c) soluția slabă de

Compoziția chimică. Conține o mare cantitate de apă și substanțe solvate: *substanțe minerale*, carbonați alcalini, cloruri, fosfați; *substanțe organice*: mucus și diastaze; de asemenea, mai conține în suspensie cristale de colesterină și celule epiteliale descumate. *Diastazele intestinale* sînt: erepsina, diastază proteolitică, care continuă și termină procesul de hidroliză a substanțelor proteice început în stomac sub acțiunea pepsinei și continuat în intestin de către tripsina pancreatică, termenii finali fiind aminoacizii; enterokinaza activează tripsinogenul sucului pancreatic, transformîndu-l în tripsină activă; nucleaza hidrolizează nucleinele din moleculele complexe de nucleoprotide; cantități mici de amilază, maltază, invertază, lactază, care completează acțiunea ptialinei salivare și amilazei pancreatice.

Mecanismele de secreție. Secreția sucului intestinal este declanșată de *excitarea mecanică a mucoasei intestinale*, de către chimusul venit din stomac. La om se secretă, în 24 ore aproape, 2 litri de suc intestinal. Simpla introducere a tubului de drenaj în ansa intestinală, în experiențele cu fistulă cronică după Tiry-Vella, produce secreția sucului intestinal.

Nu numai excitanții mecanici ci și *substanțele chimice* (ca suc gastric, condimentele, lactoza, produsele de degradare ale proteinelor, uleiul de muștar) determină secreția unui suc intestinal abundent.

Mecanismul secreției sucului intestinal este un *mecanism reflex local*, reglat de sistemul nervos fie pe calea nervilor intestinali, fie pe calea umorală; astfel că pînă la sfîrșit, secreția de suc intestinal este rezultatul interacțiunii dintre influențele nervoase locale și influențele reglatoare neuro-umorale extrinseci.

Sucul intestinal este adaptat naturii alimentelor și compoziției rației alimentare: ingerarea de amidon mărește cantitatea de amilază din suc intestinal; contactul sucului pancreatic cu peretele intestinal mărește secreția de enterokinază.

Acțiunea excitanților mecanici și chimici asupra glandelor intestinale depinde de influența acestora asupra aparatului neuro-glandular al intestinului.

Rolul sucului intestinal propriu-zis constă în: a) neutralizarea acidității chimusului gastric; b) prin diastazele proteolitice pe care le conține, continuă și termină scindarea poli- și dipeptidelor pînă la stadiul de aminoacizi, făcînd posibilă astfel absorbția lor, iar prin diastazele glucolitice, continuă și desăvîrșește hidroliza glucidelor pînă la stadiul de oze.

Sucul pancreatic. Este secretat de pancreas, glanda anexă a tubului digestiv ce se întîlnește la toate vertebrele și anume de pancreasul exocrin, datorită celulelor acinilor glandulari.

Pancreasul își varsă produsul de secreție exocrină în intestin prin cele două canale secretoare: canalul lui Wirsung la nivelul papilei lui Vater și canalul Santorini, în bulbul duodenal.

Metode de obținere. Secreția sucului pancreatic se poate studia cu ajutorul fistulelor pancreatice (fig. 223).

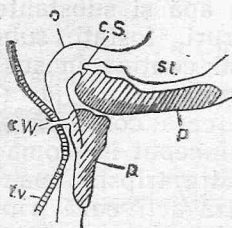


Fig. 223. Schema unei fistule pancreatice:

cW - canalul Wirsung;
cS - Santorini; b - bulbul duodenal; st - stomac;
v - tegumentul ventral;
p - pancreasul secționat.

Sucul pancreatic ce se poate recolta prin fistula cronică este asemănător celui care se varsă în bulbul duodenal prin canalul Santorini și care asigură o activitate digestivă normală.

La om, recoltarea sucului pancreatic se face cu ajutorul unei sonde introduse în duoden, însă lichidul obținut este un amestec de suc gastric cu bilă, cu suc pancreatic, cu suc intestinal și resturi alimentare.

Aspectul fizic. Sucul pancreatic este un lichid incolor, transparent, viscos, cu reacție alcalină (avînd un pH cuprins între 7,8 și 8,9) datorită prezenței bicarbonatului de sodiu.

Compoziția chimică. Sucul pancreatic conține multă apă, substanțe anorganice (carbonați, fosfați, cloruri) și substanțe organice (proteine coagulabile la căldură, mucus și diastaze). Diastazele sucului pancreatic sînt: tripsina, diastază proteolitică, care desface moleculele complexe de protide în peptone, polipeptide și chiar aminoacizi. Ea este secretată sub formă inactivă, de tripsinogen, fiind activată numai în intestin de către enterokinază. Activitatea optimă a tripsinei se exercită în mediu alcalin, deși ea se resimte și în mediul neutru sau slab acid; lipaza pancreatică, catalizează reacția de scindare hidrolitică a grăsimilor neutre în glicerină și acizi grași, ea fiind cea mai activă enzimă lipolitică din tractul digestiv (în celulele acizilor pancreatici este secretată sub formă inactivă, ar activarea ei se face de către sărurile biliare, în intestin); amilaza secretată în formă activă de către celulele pancreasului, acționează asupra amidonului transformîndu-l în dextrine și maltoză; se mai găsesc: maltaza, lactaza, dintre diastazele glicolitice și nucleaza, care acționează asupra nucleinelor.

Mecanismul de secreție. Secreția sucului pancreatic se face periodic, ea fiind legată de ingestia alimentelor. În alimentația normală, începe la 2—3 minute după introducerea alimentelor în gură și continuă cîteva ore, pînă la terminarea digestiei intestinale.

Durata, felul secreției și calitatea sucului sînt caracteristice fiecărui aliment și rației alimentare. Volumul zilnic al secreției pancreatice

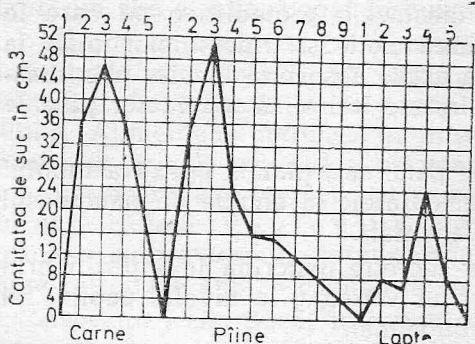


Fig. 224. Relația între cantitatea de suc pancreatic și natura chimică a alimentelor.

este la om de circa 1200 ml. Curba relației dintre alimente și suc pancreatic este identică cu cea observată la suc gastric (fig. 224).

Cea mai mare cantitate de suc se secretă după ingerarea de glucide, apoi pentru carne, iar cantitatea cea mai mică de suc este secretată după ingestia de lapte.

Această asemănare între curba de secreție a sucului pancreatic și a sucului gastric la același fel de hrană este condițio-

nată de caracterul comun al mecanismelor secretoare, precum și de influența sucului gastric asupra funcției glandei pancreatice.

Secreția de suc pancreatic se află sub dependența sistemului nervos. Ea se realizează printr-un mecanism dublu: un mecanism reflex nervos și unul umoral.

Mecanismul nervos a fost studiat de Pavlov pe ciini cu fistulă gastrică și esofagotomie însoțită de fistulă pancreatică. Secreția de suc pancreatic este declanșată atât în mod *reflex-necondiționat*, cât și în mod *reflex-condiționat*. Cantitatea de suc secretat prin mecanismele reflexe nervoase este mică, însă sucul este bogat în substanțe organice și în diastaze — este suc adaptat alimentelor.

Mecanismul umoral al secreției este declanșat de pătrunderea chimusului gastric acid în duoden. Unii fiziologi au susținut că acidul clorhidric din chimusul gastric s-ar absorbi prin mucoasa duodenală și, ajungând cu sîngele la pancreas, ar declanșa secreția pancreatică. Alții însă au susținut că acidul clorhidric din chimusul gastric, pătruns în duoden, ar excita terminațiile nervoase din peretele intestinal și ar declanșa un reflex secretor nervos.

Beyliss și Starling, au reușit să arate că trecerea chimusului gastric acid din stomac în duoden declanșează un mecanism umoral de secreție a sucului pancreatic. După ei, acidul clorhidric din chimusul gastric acționează asupra mucoasei duodenale și determină secreția, în unele din celulele acesteia, a unei substanțe pe care au numit-o *secretină* (secretina ar fi formată din două componente: o *incretină*, care stimulează secreția de insulină pancreatică și o *excretină*, care stimulează secreția de suc pancreatic). Secretina trece în sînge și, ajunsă pe această cale la celulele acinilor pancreatici, determină secreția abundentă de suc pancreatic sărac în enzime. Secreția și trecerea în sînge a secretinei este condiționată și de prezența sucului pancreatic și a bilei în duoden.

Bayliss și Starling și-au formulat teoria lor pornind de la următoarele fapte: a) secreția pancreatică are loc după introducerea unei soluții acide într-o ansă duodeno-jejunală, izolată și denervată, ceea ce elimină posibilitatea unui mecanism reflex nervos; b) injectarea intravenoasă a unei soluții acide nu provoacă secreția pancreatică, ceea ce elimină posibilitatea trecerii acidului în sînge și acțiunea sa directă asupra glandei; c) injectarea de acid clorhidric într-o ansă duodenală denervată, declanșează secreția de suc pancreatic dar injectarea de acid clorhidric în sînge nu provoacă secreția de suc pancreatic; deci nu acțiunea directă a acidului clorhidric asupra celulelor secretoare pancreatice este cauza secreției de suc pancreatic.

S-a extras secretina din intestinul unui număr mare de mamifere, de păsări, de reptile, de amfibieni și de pești teleosteeni și elasmobranhi.

Astăzi știm că în afara secretinei, mucoasa duodenală excitată de chimusul gastric acid, secretă și varsă în sînge o *pancreatozimină* care stimulează producerea unui suc pancreatic bogat în enzime, ca și excitarea vagului, dealtfel.

Dintre substanțele care, pătrunse în intestin, provoacă secreția abundentă de suc pancreatic, fac parte grăsimile. Mecanismul acestei secreții nu este complet elucidat: se pare că grăsimile stimulează secreția pancreatică atât pe cale umorală, cât și pe cale nervoasă. De asemenea, introducerea apei gazoase, a sucurilor de fructe, stimulează secreția de suc pancreatic. Dimpotrivă, sucurile de legume o inhibă.

Rolul sucului pancreatic poate fi pus în evidență la un ciine la care, în urma extirpării pancreasului, se constată că grăsimile se elimină aproape total nedigerate (90%) exceptând pe cele din lapte care au fost hidrolizate de lipaza gastrică; protidele se elimină în proporție de 65%, iar glucidele în proporție de 30%.

Bila. Este secretată în mod continuu de către celulele hepatice și poate fi considerată atât ca un produs de excreție (ca mijloc de eliminare a pigmentilor biliari), cât și ca un produs de secreție. În timpul dintre perioadele de digestie, bila secretată se adună în vezicula biliară, de unde se poate vărsa apoi în duoden.

Celulele hepatice secretă bila, care prin canaliculele intra- și intercelulare, intralobulare și de aici prin canalul hepatic, ajunge fie direct în tubul intestinal, fie se poate colecta în vezicula biliară, de unde poate ajunge la tubul intestinal prin canalul cistic și prin canalul coledoc (care se deschide la nivelul *papilei lui Vater*, prin *sfincterul lui Oddi*). În veziculă, bila hepatică se concentrează de 4—10 ori în urma reabsorbției de apă prin peretele vezical în sânge, dând bila vezicală (bila cistică cum se mai numește) care conține mai puțină apă și mai mult reziduu uscat, bogat în mucus și colesterol (acesta din urmă fiind secretat de către celulele mucoasei veziculei). Concentrarea bilei în veziculă prin reabsorbția de apă, ne dă posibilitatea să înțelegem cum aceasta, cu o capacitate de abia 50 ml, poate acumula o cantitate de 200 ml bilă hepatică.

La unele animale, cum sînt: șoarecele, calul, elefantul, tapirul, rinocerul, porumbelul și papagalul, vezicula biliară lipsește; la acestea, bila hepatică se varsă în mod continuu în tubul intestinal.

Metode de obținere. Studiul secreției biliare se realizează prin metoda fistulelor cronice ale veziculei biliare. La om, se poate recolta prin sondaj duodenal.

Aspectul fizic. Bila apare ca un lichid filant, din cauza mucinei pe care o conține, de culoare galben-roșietică la carnivore, verde închisă la ierbivore și păsări; la cobai este incoloră și la iepuri este galbenă-verzuie. Aspectul bilei hepatice diferă de acela al bilei vezicale: bila hepatică este clară, galbenă-aurie, aproape izotonică cu sângele; bila vezicală este tulbure, din cauza resturilor epiteliale și a sărurilor de calciu.

Compoziția chimică. O cantitate mare de apă, acizi și săruri biliare, pigmenti biliari, colesterol, lecitină, mucină, dintre *constituenții organici*; săruri de sodiu, potasiu și calciu dintre *constituenții anorganici*. Acizii biliari sînt: acidul glicocolic și taurocolic; aceștia se găsesc mai ales sub forma de săruri de sodiu sau de potasiu: glicocolatul de sodiu sau de potasiu și taurocolatul de sodiu sau de potasiu.

Culoarea bilei este dată de pigmentii biliari: bilirubina și biliverdina (o formă oxidată a primei). Când predomină bilirubina, bila este galbenă-roșiatică, iar când predomină biliverdina este verde.

Factori care influențează secreția de bilă. Secreția de bilă este continuă în ficat, însă vărsarea ei în intestin se face numai în timpul perioadelor de digestie, atunci când și secreția ei este mult intensificată.

Cantitatea secretată crește sub acțiunea unor substanțe ingerate sau injectate în sînge, numite și *substanțe colagoge*: bila însăși, apoi gălbenușul de ou, produșii de digestie proteică, ai grăsimilor (acizii grași și săpunurile), apele minerale și, într-o măsură mai mică, apa curată. Dimpotrivă, glucidele și ajunarea, anestezicii și morfina inhibă secreția biliară.

Excitanții naturali ai secreției de bilă sînt: a) vărsarea în intestin și pătrunderea în sînge a acizilor biliari sau ai bilei concentrate, clistică; b) trecerea chimusului gastric acid în intestin, sau alte lichide acide (sucul de fructe); c) excitarea receptorilor gastrici de către alimentele pătrunse în stomac; d) chiar și numai vederea, mirosirea alimentelor poate intensifica secreția de bilă.

Cantitatea de bilă care se secretă este diferită la diferitele specii de animale: la om se secretă 15 ml/kg/zi, cîine 13 ml, pisică 14 ml, oaie 25 ml, iepure 136 ml, cobai 175 ml.

Vărsarea bilei în intestin se face odată cu trecerea chimusului gastric în duoden, prin contracția pereților veziculei și relaxarea sfincterului Oddi, ambele procese stimulate de impulsuri nervoase motoare vagale. Odată începute, contracțiile ritmice ale pereților veziculei se continuă, timp de 3—4 ore, cu o frecvență la început de 6/min și apoi din ce în ce mai scăzută, pînă la golirea completă.

Excitanții normali, care determină apariția stimulilor vagali prin contactul lor cu mucoasa duodenală sînt: gălbenușul de ou, grăsimea, laptele, peptonele rezultate din digestia proteinelor.

Se admite și existența unor influențe umorale asupra musculaturii peretelui veziculei biliare: hormonul local *colicistokinina* ce se formează în peretele intestinal, pe cale sanguină stimulează motricitatea veziculei biliare.

Rolul bilei. În procesul de digestie, rolul bilei constă în următoarele: a) prin acizii săi biliari, activează lipaza pancreatică și intensifică puterea diastazelor proteolitice și amilolitice ale sucului pancreatic; b) face posibilă emulsionarea și menținerea în stare de emulsie permanentă a grăsimilor și prin aceasta ușurează acțiunea lipazei; c) este necesară pentru absorbția produșilor de digestie ai grăsimilor; d) alături de alte substanțe, concură la neutralizarea și alcalinizarea chimusului gastric trecut din stomac în intestin și prin aceasta oprește acțiunea pepsinei, creînd în același timp condiții favorabile pentru digestia tripsică; e) este indispensabilă absorbției vitaminelor liposolubile și în special, a vitaminei K; f) stimulează motricitatea intestinală.

Sucul intestinului gros. Despre o secreție digestivă a intestinului gros, nu putem vorbi, cu toate că în peretele lui se găsesc multe glande tubulare, care secretă un suc intestinal.

Din punct de vedere chimic, este alcătuit din apă și reziduu uscat, care conține, pe lângă mucus, un mare număr de bacterii, de celule des-cuamate, leucocite precum și resturi alimentare nedigerate.

Sucul intestinului gros are un rol mai ales în progresiunea conținutului intestinal și formarea bolului fecal.

5.3.2. PRIVIRE DE ANSAMBLU ASUPRA PROCESELOR SECRETOARE DIGESTIVE

Fiecare compartiment al tubului digestiv secretă un anumit suc cu proprietăți specifice: un lichid mai mult sau mai puțin viscos, alcătuit din apă, substanțe organice și săruri minerale; elementul principal al sucurilor digestive îl constituie diastazele digestive proteolitice, lipolitice și glicolitice.

Aparatul secretor digestiv al animalelor superioare este un aparat glandular complex, caracteristic diferitelor segmente ale tubului gastro-intestinal, realizat în cursul unui lung proces evolutiv.

În forma cea mai simplă, este reprezentat prin celule cuprinse în epiteliul mucoasei digestive. Ulterior, în unele regiuni, epiteliul mucoasei se duce în profunzimea submucoasei, se diferențiază și formează fie un *tub*, fie un *acin*, cele mai simple structuri secretorii în stomac și în intestin. Într-un stadiu mai evoluat, aceste aparate glandulare primitive se transformă în formațiuni complicate, într-un complex de elemente secretorii, luând forma de glande mari, dispuse în apropierea cavităților digestive și legate de acestea prin canale secretoare. Așa sînt glandele salivare, pancreasul, ficatul vertebratelor, ca și hepato-pancreasul nevertebratelor (fig. 225).

La unele grupe de animale, caracterul secretor al unor glande digestive este profund modificat, în funcție de condițiile lor de viață. Așa la Hirudinee glandele salivare nu mai secretă salivă cu proprietăți digestive ci una care are proprietatea de a opri procesul de coagulare

al sîngelui la șerpini veninoși, glandele parotide secretă venin.

Sucurile digestive sînt în permanență adaptate, cantitativ și calitativ, la cantitatea și natura alimentelor.

Problema adaptării activității glandelor digestive la natura alimentelor poate fi privită din trei puncte de vedere: a) adaptarea activității secretorii digestive față de alimente în actul alimen-

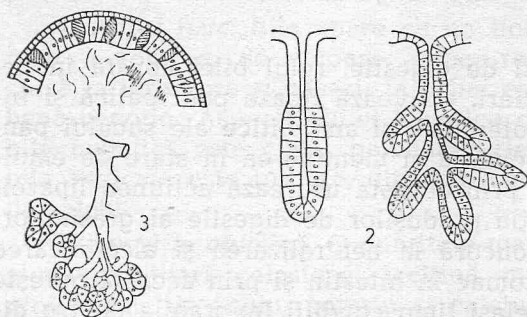


Fig. 225. Trei tipuri de glande digestive:

1 — epiteliu cu celule secretoare de mucus; 2 — glande tubuloase; 3 — glande acinoase.

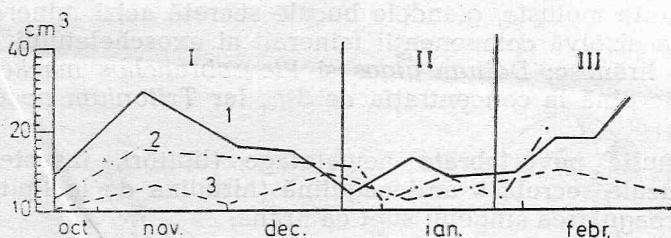


Fig. 226. Secreția gastrică în regimuri alimentare :

I și III – regim carnat; II – regim glucidic; 1 – secreție pentru lapte;
2 – carne; 3 – extract Liebig.

tării; b) adaptarea cronică a activității secretorii digestive în cazul unor regimuri alimentare uniforme și îndelungate; c) adaptarea conținutului în diastaze al sucurilor digestive, în funcție de hrană.

a) S-a arătat deja mai sus că între cantitatea de salivă și starea de umiditate, temperatura și natura alimentelor ingerate, este o relație strinsă.

b) Între regimul alimentar și activitatea secretoare digestivă există, de asemenea, o relație strinsă de adaptare a ultimei la caracterul primului. Regimul îndelungat de carne, bogat în proteine, duce la creșterea cantității absolute de suc gastric, bogat în fermenți proteolitici, în timp ce un regim cronic glucidic (de pâine), duce la o scădere marcată a cantității de suc gastric (fig. 226) la câine.

Datele acestea ne îndreptătesc să credem că și la animalele libere, din natură, paralel și în concordanță cu schimbarea regimului lor alimentar, sezonier, se modifică și activitatea secretoare a glandelor digestive.

c) În procesul de adaptare al activității secretoare digestive la natura alimentelor, fie în cursul actului alimentării, fie în cursul unui regim cronic (îndelungat și uniform) se modifică mai ales raportul diastazic din sucurile secretate; ba, mai mult, se poate schimba însuși caracterul secretor al glandelor (tab. 10). Așa cum am spus mai sus, însuși caracterul secretor al glandelor se modifică:

Tabelul 10

Fermenții din salivă și tipul de nutriție
(în unități convenționale)

Animalul	Fermenți			
	Protează	Lipază	Amilază	Invertază
Dytiscus (carnivor)	12,0	5,6	10,0	0,66
Hydrophilus (polifag)	6,1	10,7	56,07	62,55
Geotrupes (coprofag)	4,8	6,0	43,60	34,30
Melolontha (fitofag)	1,0	37,2	38,7	10,40
Plyphilla fullo (fitofag)	0,0	33,5	49,1	11,50

— la multe moluște, glandele bucale secretă acizi minerali cu ajutorul cărora dizolvă componenții minerali ai exoscheletului animalelor cu care se hrănesc: *Dolium gigas* și *Pleurobranchus mackelii* secretă acid sulfuric pînă la concentrația de 30%, iar *Tritonium nodosum*, acid aspartic;

— la multe nevertebrate hematofage (lipitori, insecte, căpușe), glandele bucale secretă o anticoagulină (hirudina de la lipitoare) care împiedică coagularea sîngelui supt ca hrană;

— glandele salivare ale Cefalopodelor secretă o substanță cu acțiune hormonală — tiramina — importantă pentru mecanismul de schimbare a culorii corpului;

— la un grup important de insecte, glandele salivare ale larvelor produc mătase.

Nici glandele bucale ale vertebratelor nu au un singur tip funcțional. Ele sînt în legătură, în mare măsură, nu cu hidroliza fermentativă a substanțelor alimentare ci, mai curînd, cu procesele de prelucrare primă a acestora:

— la numeroase vertebrate (amfibieni, reptile, păsări, mamifere), glandele salivare secretă un mucus vîscos cu ajutorul căruia prind hrana, cu limba,

— la unele păsări, saliva lipicioasă este folosită pentru construirea cuibului (rîndunica, pițigoiul),

— la unii șerpi, glandele salivare sînt producătoare de venin.

Procesul de adaptare al activității digestive la natura unui regim alimentar, se răsfrînge la mamifere și asupra structurii morfo-funcționale a tractului digestiv. Tubul intestinal al ierbivorelor este cu mult mai lung (raportat la lungimea corpului lor) decît acela al carnivorelor; în concordanță cu aceasta este însă și viteza de trecere a alimentelor: la cal, viteza este de 35,7 cm/oră, iar la șobolan numai de 1 cm/oră.

Metodele de obținere și studiu a sucurilor digestive. La baza metodelor actuale de obținere a diferitelor sucuri digestive stă metoda chirurgicală introdusă în fiziologie și perfecționată de către Pavlov. Ea dă posibilitatea să se stabilească timpul, viteza și durata secreției, precum și relațiile ce există între cantitatea și calitatea alimentelor și cantitatea și calitatea sucului secretat, de organismul sănătos. Datele astfel obținute sînt foarte apropiate de activitatea digestivă normală a animalelor libere, sănătoase.

Mecanismele de secreție a sucurilor digestive. Excitanții naturali care determină secreția sucurilor digestive sînt alimentele, ce acționează asupra receptorilor tubului digestiv, prin natura lor chimică și printr-o acțiune mecanică, fie că este vorba de puiul nou-născut, fie că este vorba de adult. La oricare dintre aceștia, dacă introducem în gură o bucată de pîine sau de carne, după un anumit timp, glandele salivare secretă salivă, glandele stomacale suc gastric și pancreasul suc pancreatic (fig. 227). Acestea sînt *mecanisme secretoare reflex-necon condiționate*, cu care animalele se nasc. Sucurile secretate sînt adaptate naturii alimentelor și rației alimentare.

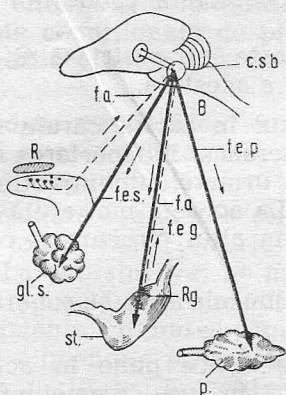


Fig. 227. Schema mecanismului reflex-necon condiționat a secrețiilor digestive salivare (gl.s.), gastrice (st), pancreatice (p):

R — receptorii gustativi;
R.g. — receptorii gastrici;
fa — fibre aferente; c.s.b. — centru secretor din bulb (B); fes, feg, fep — fibre eferente salivare, gastrice, pancreatice.

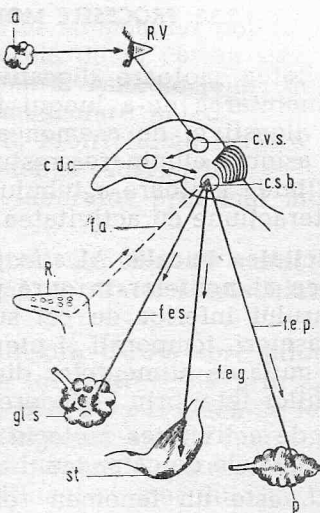


Fig. 228. Schema mecanismului reflex-con condiționat al secreției digestive salivare (gl.s.), gastrice (st), pancreatice (p).

Mecanismele reflex-con condiționate (fig. 228) s-au stabilit (s-au format) în cursul vieții animalelor pe baza unor legături corticale între centrul excitantului alimentar — între anumite calități ale lui — și centrul secretor. Se menține atita vreme cît se mențin condițiile în care s-a format.

Secreția reflex-con condiționată a sucurilor digestive a fost numită de Pavlov *secreția „psihică”*. Acum sucurile nu sînt adaptate naturii alimentelor; ele sînt uniforme pentru toate alimentele; de asemenea, durata de secreție a lor nu depășește timpul de o oră.

Mecanismele chimice. În afara acestor *mecanisme nervoase*, secreția sucurilor digestive mai poate fi declanșată și pe *cale umorală*.

Mecanismele nervoase determină secreția la 5—7 minute după introducerea alimentelor — este *„secreția explozivă”*; a doua, cea umorală, începe la 1—2 ore după introducerea hranei — este o *„secreție întârziată”*.

Secreția sucurilor digestive este un proces fiziologic destul de complex, ce se petrece în celulele secretoare și nu o filtrare fizico-chimică a unor substanțe conținute în sînge. Întotdeauna, în timpul secreției, irigația sanguină a glandelor este mult mai abundentă, cantitatea de oxigen consumat este mai mare, iar metabolismul mult mai intens; de asemenea, secreția este însoțită de modificări însemnate în structura protoplasmei celulelor glandulare.

5.3.3. PROCESELE MOTOARE ALE TUBULUI DIGESTIV

Activitatea motoare digestivă asigură mărunțirea alimentelor ingerate, înaintarea de-a lungul tubului digestiv și amestecul intim cu sucurile digestive; de asemenea ușurează absorbția produșilor de digestie și asigură eliminarea resturilor fecale.

Activitatea motoare a tubului digestiv este într-o strînsă și permanentă interacțiune cu activitatea secretoare a acestuia.

Motricitatea bucală. *Masticația* este actul în cursul căruia se face mărunțirea alimentelor în gură prin apropierea și îndepărtarea ritmică a maxilarului inferior de cel superior, ca urmare a contracției mușchilor maseteri, temporali și pterigoidieni. La aceasta mai ajută și limba (prin mutarea alimentelor dintr-un loc în altul) precum și contracția mușchilor feței prin închiderea gurii.

Legat de activitatea motorie a cavității bucale este și sugerea laptei din mamele de către puilul de mamifer ori de om.

Suptul, este un fenomen reflex complicat, ce pune în activitate un mare număr de organe: buzele se aplică în jurul mamelonului cît mai ermetic posibil; cavitatea bucală se închide posterior prin contactul intim al bazei limbii cu vîlul palatin; limba face mișcări ritmice de coborîre și de tragere înapoi; maxilarul inferior și planșeul bucal, de asemenea, coboară ritmic. Toate aceste mișcări însoțite de mișcări ale obrajilor, determină un vid în cavitatea bucală de 3—10 mmHg, care provoacă aspirația laptelui din mamelă. La copilul sugar și protuberanțele membranoase ale gingiilor îmbracă mamelonul ca un al doilea rînd de buze. Mecanismul complex al suptului este reglat de un centru bulbar și un întreg aparat nervos.

Deglutiția. Alimentele, mărunțite în cavitatea bucală, sînt adunate într-un *bol alimentar* și trecute mai departe, prin faringe și esofag, în stomac, prin actul de deglutiție.

Deglutiția este un act mecanic foarte complex, în realizarea căruia deosebim trei momente principale: *momentul bucal*, *momentul faringean* și *momentul esofagian*.

La început, deglutiția este un act voluntar; odată însă cu începutul momentului faringean deglutiția devine un act reflex involuntar, pe care nu-l mai putem opri (fig. 229).

Actul deglutiției este însoțit de o serie de modificări și în alte funcții ale organismului, în special în respirație.

Motricitatea stomacului.

Stomacul păsărilor, mamiferelor și al omului prezintă mișcări ritmice, atît în interiorul cît și în afara organismului, dacă este menținut în condiții

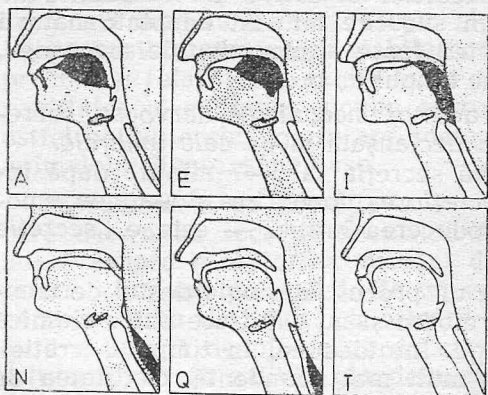


Fig. 229. Faze succesive ale deglutiției:

A, E — moment bucal; I — moment faringean; N, Q — moment esofagian; T — repaus.

apropiate de cele din organism. Mișcările stomacului pot fi: *peristaltice* — periodice, ce se propagă ca o undă de la cardia spre pilor și *tonice*, de contractare și relaxare staționară. Ambele feluri de mișcări sînt posibile datorită celor trei pătri musculare netede prin peretele gastric: circulară, longitudinală și oblică. Motricitatea ritmică și automată este condiționată de plexul Meissner și Auerbach.

Mișcările ritmice pot fi studiate în laborator prin mai multe metode.

Mișcările peristaltice sau periodice au un ritm ce caracterizează indivizii și ele rezultă, mai ales, în urma contracției musculaturii circulare și longitudinale.

Ele asigură înaintarea alimentelor dinspre cardia spre pilor, amestecarea lor cu suc gastric, mărunțirea lor și trecerea prin sfincterul piloric. La om, sînt trei pe minut, iar la pisică șase. Dacă se iau probe de conținut gastric la ore diferite de la ingerare sau se face topografia unor alimente colorate, pe stomacuri de animale sacrificate, se constată că alimentele proaspete sînt la mijlocul stomacului, iar cele mai vechi la periferie, în contact intim cu mucoasa gastrică. Pe măsura intrării alimentelor, stomacul se lărgeste fără ca presiunea interioară sau tensiunea peretelui să crească; numai depășindu-se un anumit volum de alimente se produce senzația de plin, din cauza creșterii tensiunii peretelui. O astfel de comportare o au toate organele așa-numite „cavitate”.

Mișcările peristaltice gastrice au o evoluție spațială și temporală caracteristică. La începutul perioadei digestive, ele se propagă superficial în peretele gastric de la cardia pînă în zona antrului piloric. Într-o etapă mai avansată, unda devine profundă în regiunea antrului și începe să împingă conținutul gastric înaintea ei, făcînd să crească presiunea la o valoare suficientă pentru a învinge tonusul pilorului și astfel, o cantitate mică de chimus antral trece în duoden. De asemenea, viteza de propagare a undei peristaltice crește la nivelul antrului.

Mișcările tonice asigură contactul intim și permanent al alimentelor cu suc gastric și concură totodată și la golirea stomacului; ele rezultă mai ales în urma contracției musculaturii oblice.

În cursul contracției musculaturii netede a stomacului, din cursul mișcărilor periodice și tonice, presiunea hidrostatică din interiorul acestuia crește mult; ea atinge 140 mmHg în regiunea pilorică, unde și musculatura este mai puternică și 40 mmHg în regiunea fundică.

Activitatea motoare a stomacului se petrece în mod periodic la ciine, la intervale de 1½ oră chiar și atunci cînd nu s-au introdus alimente în stomac; la om, la intervale de 4—5 ore, în timpul zilei. Prin pătrunderea alimentelor în stomac, mișcările acestuia se intensifică. Ele se intensifică, în mod reflex condiționat, chiar și numai la vederea alimentelor.

Reglarea mișcărilor. În organism, activitatea aceasta motoare automată a stomacului este reglată, în mod reflex, prin influențe nervoase stimulatoare care vin pe calea nervilor vagi, ori prin influențe nervoase inhibitoare care vin pe calea nervilor splanhnici, de către un centru motor bulbar. La acestea se adaugă influențe umorale: adre-

nalina ajunsă pe calea sîngelui la stomac inhibă mișcările acestuia iar acetilcolina, colina și bioxidul de carbon îi intensifică mișcările și prin acțiunea lor directă asupra fibrelor musculare sau asupra elementelor nervoase intramurale. Stomacul este un organ P.S. (+), S. (—).

Între activitatea motoare și cea secretoare a stomacului există o strînsă legătură de care depinde, în mare măsură, viteza proceselor digestive din stomac: cu cît este mai mare aciditatea sucului gastric cu atît și mișcările stomacului sînt mai intense.

Distensia peretelui și creșterea presiunii în stomac produce o mărire a frecvenței influxurilor descărcate în fibrele aferente vagale. De asemenea variațiile pH-ului: valorile inferioare lui 3,0 ca și cele superioare lui 8,0 determină descărcările în fibrele aferente. Multe fibre aferente din structura nervilor splanhnici conduc la măduva spinării descărcări cu originea în peretele gastric. Trebuie să amintim și prezența receptorilor dureroși în peretele gastric.

Toate aceste aferențe senzoriale determină modificări adecvate ale motricității și secreției gastrice, dar determină și modificări de comportament alimentar, cu siguranță cu originea în nucleii hipotalamici ventromediani (centrul sațietății) și laterali (centrul foamei).

Stimularea electrică a multor zone din sistemul nervos central și, în general, stimularea sistemului limbic provoacă efecte motoare gastrice și intestinale. La om, stimularea zonei din jurul lobului insulei și a scizurii lui Sylvius poate, fie să declanșeze contracții gastrice puternice, fie să inhibe propagarea mișcărilor. La maimuță, stimularea zonei învecinate circumvoluțiunii corpului calos și a nucleilor amigdalieni mărește motilitatea gastrică.

Activitățile nervoase superioare ce au o componentă emoțională (durerea, melancolia, furia etc.) au repercusiuni puternice asupra motilității gastrice — uneori evacuarea gastrică poate fi suprimată timp de 24 ore.

Mecanismul pilorului — evacuarea gastrică. Pilorul îndeplinește două funcții: 1) previne regurgitarea conținutului duodenal; 2) limitează volumul chimului evacuat la fiecare undă gastrică peristaltică. Studiile radiologice sugerează că pilorul ar fi în mod normal închis.

Trecerea conținutului gastric în duoden începe la un anumit timp de la ingerarea alimentelor și se face în mod discontinuu; la fiecare undă peristaltică, o cantitate de chimus, împinsă puternic, deschide pilorul și trece în intestin.

Reglarea evacuării gastrice începe în momentul în care chimusul vine în contact cu mucoasa duodenală și se face printr-un *reflex vagal* (reflex enterogastric) și prin eliberarea de *enterogastron* în sînge.

După un interval de cîteva secunde, o nouă undă peristaltică împinge o cantitate de chimus acid prin lumenul pilorului urmată de închiderea puternică a acestuia ca urmare a contactului cu duodenul.

Stimulii care intervin în această reglare a evacuării gastrice sînt volumul și compoziția chimică a chimusului. Stimulii chimici inhibitori sînt reprezentați de către grăsimi, acizii grași (care eliberează enterogastronul duodenului), polipeptidele, peptonele, aminoacizii (care lucrează pe cale reflexă) și zaharurile (a căror acțiune este reflexă și hormonală). Ionii de hidrogen inhibă evacuarea gastrică cînd pH-ul,

în intestinul subțire, este inferior lui 3 dar nu joacă rol pH-ul care are valori fiziologice de la 3,5 la 6. Soluțiile hipertionice și iritanții nespecifici inhibă de asemenea evacuarea gastrică.

Toți acești factori micșorează tonusul și activitatea peristaltică a stomacului, diminuând astfel gradientul de presiune de la stomac la duoden. Grăsimile pot chiar inversa acest gradient și să antreneze o regurgitare a conținutului duodenal către stomac.

Actul vomei. Voma este un act reflex cu caracter de apărare a organismului, strâns legat de activitatea motoare a stomacului. El se produce la om, fie în urma ingerării anumitor alimente alterate ce vin în contact cu mucoasa stomacului, fie numai la gândul lor, fie la excitarea mecanică a mucoasei posterioare bucale, fie în urma umplerii exagerate a stomacului.

Fenomenul vomei începe cu o senzație de greutate însoțită de intensificarea secreției salivare, apoi respirația devine profundă, rapidă și neregulată; diafragma se contractă și coboară concomitent cu contracția mușchilor expiratori. Glota se închide și rămâne așa pînă la expulzarea materiilor vomate. Regiunea pilorică se contractă puternic în timp ce corpul stomacului se relaxează în așa fel încît conținutul gastric se acumulează aici — uneori se constată și un antiperistaltism gastric dar se pare că acesta nu joacă un rol important. Stomacul relaxat este comprimat prin mărirea presiunii intraabdominale ce rezultă ea însăși prin coborîrea diafragmului și contracția simultană a pereților abdominali. Sfîcterul cardia este inhibat și conținutul gastric va fi expulzat prin gură; o parte urcă și coboară în esofag. La finele vomării, diafragma se relaxează, adică urcă în timp ce toți mușchii expiratori și ai pereților abdominali se contractă. Cum glota este închisă, presiunea intrapulmonară devine pozitivă. Esofagul este astfel comprimat; el poate de asemenea să se contracte activ pe toată lungimea sau să fie parcurs de către o undă antiperistaltică; conținutul său trece în gură. Vălu se ridică și izolează astfel cavitățile nazale de faringe.

Complexul de evenimente care au loc și constituie actul vomării este coordonat de un *centru al vomei* situat în partea dorsală a formațiunii reticulare laterale a bulbului. Influxurile aferente ce determină voma pot să provină de la stomac sau din altă regiune a tubului digestiv, de la aparatul vestibular (în timpul răului de transport), de la inimă sau de la alte organe.

În afara centrului vomei, există la suprafața bulbului o zonă chemo-receptoare, declanșatoare, specializată. Droguri ca apomorfina, morfina sau digitala, numite adesea emetice centrale, stimulează această zonă care este ea însăși conectată la centrul vomei.

Actul rumegării. Rumegarea de la ierbivorele rumegătoare este tot un act natural, fiziologic, prin care alimentele nemărunțite introduse în ierbar în cursul alimentării sînt aduse din nou, treptat, în cavitatea bucală, sînt mărunțite și apoi sînt reintroduse în ierbar și ciur. În curs de 24 ore, la animalele adulte, sînt 6—8 perioade de rumegări, iar la tineret sînt pînă la 16. La viței, primele perioade de rumegare încep la vîrsta de 20 zile.

Actul rumegării se petrece astfel: animalul face o inspirație profundă, urmată de o scurtă pauză; în acest moment, diafragma este

contractat și partea cardiacă a esofagului este lărgită ca o pîlnie; din cauza apăsării diafragmului asupra stomacului și mai ales asupra rumenului și în urma contracției acestuia, o parte din conținutul lui pătrunde în porțiunea lărgită a esofagului. În momentul următor are loc expirația; acum orificiul cardiac se închide, bolul alimentar pătruns în capătul cardiac al esofagului determină, în mod reflex, o undă anti-peristaltică puternică, care împinge bolul alimentar de-a lungul esofagului pînă în gură, unde este bine mărunțit și de unde trece din nou în ierbar și ciur. Operația se continuă pînă ce tot conținutul ierbarului este mărunțit.

Motricitatea intestinului subțire. Tubul intestinal de la diverse grupe de nevertebrate și vertebrate este capabil să execute contracții ritmice. După forma lor, acestea sînt de trei feluri: mișcări tonice locale; mișcări pendulare și mișcări peristaltice (vermiforme).

Mișcările pendulare de răsucire într-o parte și în cealaltă, sau de dare peste cap a anselor intestinale asigură amestecarea alimentelor cu sucurile intestinale.

Mișcările tonice locale, contracții inelare ale musculaturii circulare, se produc la anumite niveluri ale tubului intestinal și rămîn staționare; numărul lor este din ce în ce mai mare în cuprinsul aceluiași segment intestinal (fig. 230). Prin aceasta se realizează mai ales fărîmîțarea bolului alimentar și se desăvîrșește amestecarea chilului cu diastazele sucului intestinal.

Mișcările peristaltice apar ca unde de contracții inelare ale peretelui intestinal, precedate de zone relaxate (fig. 230), care se propagă dinspre capătul anterior spre capătul posterior al intestinului (legea intestinului a lui Bayliss—Starling), ca mișcările unei rîme. Ca urmare a înaintării acestor unde peristaltice, chilul alimentar este împins de-a lungul intestinului, ușurîndu-se prin aceasta digerarea și absorbția alimentelor prin epiteliul mucoasei intestinale.

Mișcările intestinului se produc atît în interiorul organismului, cît și în afara acestuia, fie în cuprinsul întregii mase intestinale, fie numai la segmente din acesta, atunci cînd sînt îndeplinite anumite condiții: mediu fiziologic echilibrat, temperatura corpului, oxigenare corespunzătoare. Aceasta însemnează că activitatea motoare a tractului intestinal rezidă în însăși structura lui — adică este o activitate automată și ritmică. Ea este asigurată, datorită existenței păturilor de musculatură netedă și plexurilor nervoase intramurale Meissner și Auerbach.

Plexurile intramurale sînt excitate, atît la intestinul din organism cît și la segmentele „in vitro”, de către substanțele ce se produc în

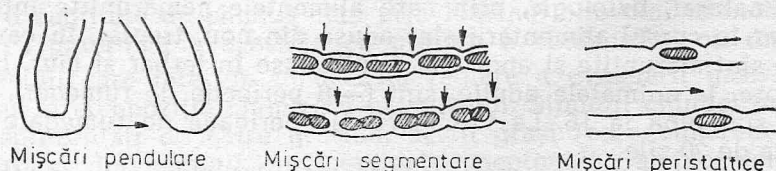


Fig. 230. Mișcările intestinului subțire.

mod normal în cursul proceselor de metabolism din celulele peretelui intestinal și anume de către acidul lactic, bioxidul de carbon și mai ales de către acetilcolina și colina formată aici. Aceste excitații fac ca de la plexurile nervoase intramurale să pornească excitații la fibrele motoare netede din peretele muscular, care se contractă ritmic. Automatismul se menține astfel prin înseși procesele vitale ce se desfășoară în peretele intestinal, așa cum era cazul și la perețele stomacului.

Reglarea mișcărilor. Activitatea motoare ritmică a intestinului în organism se mai menține și prin contactul mecanic al alimentelor cu perețele mucoasei intestinale. Dar activitatea motoare automată este reglată de influențe complexe neuro-umorale extrinseci.

Influențele nervoase ajung la perețele intestinal prin fibrele nervilor vag și splanhnic. Excitarea nervului splanhnic (nerv simpatic), produce o inhibare a mișcărilor intestinale și o micșorare a tonusului muscular; excitarea nervului vag produce o dinamizare a mișcărilor intestinale și o mărire a tonusului muscular (fig. 231).

Distribuția nervilor parasimpatici de-a lungul tractului gastrointestinal se deosebește mult la diferitele grupe de vertebrate, cum se poate urmări pe figura 232.

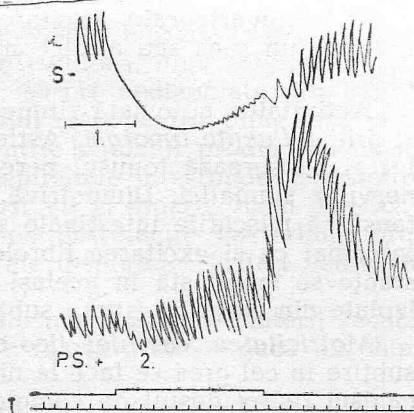


Fig. 231. Influența excitării nervului splanhnic (1) și a nervului vag (2) asupra motricității și tonusului intestinului subțire la iepure.

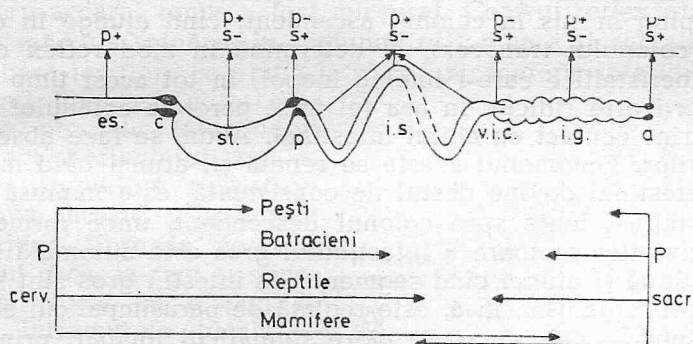


Fig. 232. Schema inervației parasimpatice cervicale (*P.cerv*) și sacrale (*P.sacr*) a tractului digestiv la diferite grupe de vertebrate:

P+ — parasimpatic pozitiv; *P-* — parasimpatic negativ; *S+* — simpatic pozitiv; *S-* — simpatic negativ; *es* — esofag; *c* — cardia; *st* — stomac; *p* — pilor; *i.s.* — intestin subțire; *v.i.c.* — valvula ileo-cecală; *i.g.* — intestin gros; *a* — anus.

Și la nevertebrate, excitarea segmentelor nervoase centrale modifică într-un sens sau altul contracțiile ritmice ale segmentelor intestinale.

Activitatea automată ritmică a intestinului mai poate fi modificată și prin *influențe umorale*. Astfel, *adrenalina* inhibă mișcările intestinului și micșorează tonusul pereților acestuia, întocmai ca și excitarea nervilor simpatici. Dimpotrivă, *acetilcolina* și *bioxidul de carbon* intensifică mișcările intestinale și măresc tonusul musculaturii acestuia, întocmai ca și excitarea fibrelor parasimpatice. Acțiunea acestor substanțe se manifestă în același mod și asupra segmentelor de intestin izolate din corp. Intestinul subțire este un organ: P. S. (+) și S. (—).

Motricitatea valvei ileo-cecale. Trecerea chilului din intestinul subțire în cel gros se face la nivelul valvei ileo-cecale, printr-un mecanism reflex destul de complex ca și acela al pilorului. În mod normal, sfincterul este închis. La fiecare undă peristaltică ce se propagă prin ileon ajunsă în zona sfincterului ileo-cecal determină relaxarea acestuia și o anumită cantitate de chil intestinal trece în intestinul gros, după care trecerea este oprită prin închiderea din nou a sfincterului — este reflexul gastroileal. Deschiderea și închiderea sfincterului ileo-cecal se face prin mecanisme locale controlate și coordonate de reflexe simpatice și parasimpatice al căror punct de plecare sînt receptori din mucoasa intestinului subțire care mărginește zona valvei ileo-cecale. Organizarea morfologică și funcțională a valvei oprește mai ales refularea chilului trecut în cecum înspre înapoi în ileon. Stimularea mecanică a cecumului ca și distensia lui, închide sfincterul și oprește trecerea chilului din ileon.

Motricitatea intestinului gros. Mișcările intestinului gros au, în general, aceleași caractere ca și acelea ale intestinului subțire, datorită existenței și aici a celor două pături de musculatură netedă longitudinală și circulară, cu dispunerea ei particulară.

Chilul din ileon ajuns în cecum determină unde peristaltice lente care-l împing în sus în colonul ascendent; cînd ajunge în contact cu mucoasa colonului transvers, el determină în mod reflex o serie de unde antiperistaltice care-l împing înapoi; în tot acest timp și tonusul musculaturii este ridicat, în așa fel încît peretele colonului ascendent este în strîns contact cu chilul intestinal. Acum se face absorbția apei și a sărurilor. Fenomenul acesta se repetă și, atunci cînd masa conținutului intestinal devine destul de consistentă, este împinsă prin mișcări peristaltice lente spre colonul descendent, unde formează bolul fecal. Activitatea motoare a intestinului gros este automată și ritmică; ea se continuă și atunci cînd segmente de intestin gros sînt scoase din organism. În organism, însă, este reglată de parasimpaticul sacral, prin fibre din nervul pelvian și de către simpaticul lombar, prin fibre din nervul hipogastric. Porțiunea inițială a intestinului gros primește și fibre parasimpatice prin nervul vag.

Formarea și compoziția materiilor fecale. Chilul intestinal după ce suferă procesul de absorbție, trece prin valvula ileo-cecală în intestinul gros. În urma absorbției apei și sărurilor minerale prin mucoasa intestinului gros, din cei cca 1000 ml de chil trecut zilnic, rămîn doar

130—150 ml de materii fecale. În componența acestora intră în mod obișnuit: alimentele nedigerate (fibre de celuloză, fibre tendinoase, albuminele nedigerate, grăsimi, clorofilă, săruri nedizolvate din lapte), cantitatea de deșeuri variind cu alimentul (5% pentru pâine, 4% pentru orez, 5% pentru carne, 15—20% pentru legume); produși de uzură ai mucoasei intestinului (mucus, celule epiteliale intestinale, colesterol, urobilină, acizi biliari, fermenți); bacterii vii și moarte (cam 30—50% din totalul materiilor fecale); produși de putrefacție bacteriană proteică (fenol, indol, scatol); săruri minerale insolubile (fosfați neutri de calciu și magneziu, carbonat de fier).

Hrana vegetală furnizează o cantitate mai mare de materii fecale, din cauza conținutului mare în celuloză, foarte greu — dacă nu chiar imposibil — de digerat de către om.

Actul defecației. Fecalele, pe măsură ce se formează în cuprinsul colonului ascendent și transvers al intestinului gros, sînt împinse în colonul descendent, în partea pelviană a acestuia, în imediata vecinătate a rectului. Fenomenul acesta de trecere a resturilor alimentare durează obișnuit 24 de ore. Cînd cantitatea lor crește și determină o acțiune de destindere destul de intensă asupra peretelui colonului descendent pelvian, se intensifică mișcarea peristaltică a întregului colon descendent și bolul fecal trece în rect. În contact cu mucoasa rectului, fecalele determină o senzație caracteristică: „nevoia de a defeca”.

Expulzarea bolului fecal este un act reflex complex, care începe întotdeauna cu un reflex voluntar — conștient, și al cărui punct de plecare (declanșator) este contactul fecalelor cu mucoasa rectului. El se face prin contracția musculaturii circulare și longitudinale a rectului ajutată de fenomenul de efort: contracția voluntară a musculaturii peretelui abdominal și a diafragmului; sub acțiunea presiunii exercitate asupra masei fecale are loc relaxarea sfîcterului anal intern și a celui extern a cărui tonus a fost micșorat. Centrul reflex al defecației se află în măduva spinării, în regiunea ei lombară și sacrală: din măduva lombară ies fibre ce ajung la plexul mezenteric inferior și de aici prin nervul hipogastric, se distribuie la peretele intestinului gros, la rect și sfîcterul anal — sînt fibre vegetative simpatice; din măduva sacrală, prin nervul pelvian ajung fibre la peretele intestinului gros, la rect și sfîcterul anal, unde se dispun la plexurile intramurale locale — sînt fibre parasimpatice. Prin fibrele simpatice vin impulsuri inhibitoare ale motricității pereților intestinali și rectali și impulsuri de creștere a tonusului sfîcterului anal intern; prin fibrele parasimpatice vin impul-

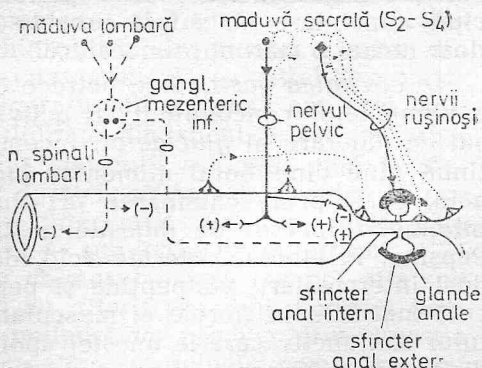


Fig. 233. Schema mecanismului defecației (după I. Baciun).

suri dinamizante ale musculaturii pereților intestinali și rectali și relaxante ale sfincterului anal (fig. 233).

Activitatea centrului medular al defecației este coordonată de centrii supramedulari, iar la om și de scoarța emisferelor cerebrale. Faptul că se poate opri în mod voit defecația ne arată clar intervenția scoarței în funcționarea mecanismelor reflexe ale defecației, micțiunii etc.

Faptul acesta a fost dovedit și prin realizarea unor reflexe condiționate pentru defecație.

5.3.4. DIGESTIA ALIMENTELOR IN COMPARTIMENTELE TUBULUI DIGESTIV

Sub acțiunea diastazelor, alimentele sînt hidrolizate — sînt digerate — în diferitele segmente ale tubului digestiv, adică sînt desfăcute în componentele lor mai simple, solubile și difuzibile. Gradul de digestie și viteza reacțiilor digestive din compartimentele tubului digestiv depind în primul rînd de puterea diastazică a sucurilor digestive, ajutată de activitatea motoare a pereților tractului gastro-intestinal dar mai depind în același timp și de alimente — de cantitatea și de natura lor chimică.

În cursul digestiei alimentelor suferă transformări numai principiile alimentare conținute în acestea: glucidele — poliozele — sînt hidrolizate pînă la oze (monozaharide); protidele sînt desfăcute în peptone și polipeptide și apoi în aminoacizi; lipidele, grăsimile neutre din alimentație sînt scindate în glicerol și acizi grași.

Procesele digestive sînt diferite atît calitativ, cît și ca viteză de realizare a lor, în diferitele regiuni ale tubului digestiv.

În *cavitatea bucală*, alimentele suferă un proces mecanic de mărunțire și înmuiere, prin actul masticăției și un proces biochimic, diastazic, digestiv. Sub acțiunea ptialinei, în mediul alcalin din gură, *glucidele* — amidonoasele — sînt în parte scindate pînă la dizaharide — pînă la maltoză; mai departe, maltoza poate fi scindată în două molecule de monozaharide sub acțiunea maltazei salivare. Celelalte principii alimentare nu suferă procese hidrolitice în cavitatea bucală, ci doar numai o mărunțire mecanică.

În *cavitatea gastrică* se petrece de asemenea o mărunțire mecanică a alimentelor concomitent cu activitatea hidrolitică puternică. Procesul de digerare al *glucidelor*, început în cavitatea bucală se mai continuă pînă cînd bolul alimentar înghițit este îmbibat cu suc gastric acid, care, prin schimbarea pH-ului, inhibă activitatea diastazică a ptialinei. Procesul de digestie gastrică privește mai ales *proteinele*. Pepsina, în mediul puternic acid, desface molecula complexă în produse intermediari: polipeptide și peptone. Carnea ingerată este desfăcută mai întîi în fibrele ei musculare componente, prin solvarea țesutului conjunctiv care le unește; apoi fibrele se fragmentează la nivelul discurilor întunecate și se divid în căsuțele musculare din care sînt formate; apoi se formează o masă gelatinoasă. Carnea crudă este mai repede digerată decît cea fiartă sau friptă. Singele este digerat foarte

repede (el devine la început negru ca și cafeaua fiartă, globulele roșii se încrețesc și apoi sînt distruse). Oasele se digeră greu ele cer o cantitate mare de suc gastric.

Protidele solubile din lapte sînt coagulate sub acțiunea labfermentului și în prezența ionilor de calciu; cazeina suferă apoi procesul de digestie protidică sub acțiunea pepsinei; zerul trece mai departe în tubul intestinal.

Lipidele suferă și ele un proces de digestie, însă foarte slab. Lipaza gastrică desface, în parte, moleculele de grăsimi neutre, în special pe cele din lapte, în glicerol și acizi grași.

Durata digestiei în stomac depinde foarte mult de natura chimică a alimentelor ingerate. Orice substanță capabilă să stimuleze secreția de suc gastric, favorizează digestia în stomac: așa este supa de carne, supa de pește, supa de zarzavaturi și cantități mici de alcool. Invers, orice substanță care inhibă secreția de suc gastric, inhibă digestia; așa sînt în special mîncărurile prea grase. Mîncărurile calde sînt digerate mai ușor decît mîncărurile reci.

La om, procesele de digestie gastrică, mai ales, dar și cele de digestie intestinală, se deosebesc calitativ, în ceea ce privește desfășurarea lor, de cele observate la celelalte mamifere. La om, ele sînt influențate puternic de factori psihici: „atmosfera” în care se ingeră alimentele, felul de prezentare al alimentelor, starea psihică a celui ce le consumă, sînt elementele determinante ale digestiei gastrice și intestinale.

Durata perioadei de digestie din stomac, durata de golire a stomacului, depinde în cea mai mare măsură și de natura alimentelor: cartofi piure, 2—3 ore; carne tocată și lapte smîntînit 3—4 ore; cartofi cu unt, 5—6 ore; carne grasă — cartofi în untură, 6—8 ore; friptură grasă, 8—10 ore.

În general, alimentele hidrocarbonate trec mai repede; cel mai greu trec alimentele grase. Trecerea lichidelor se face foarte repede, începînd de la cîteva minute de la ingerarea lor. De exemplu, apa caldă sau ceaiul trece imediat; de aceea se recomandă ca după o masă rece și grasă să se bea un ceai cald care ușurează digestia.

În intestinul subțire și, în special, în regiunea lui duodenală, procesele de digestie sînt mult mai complexe: aici toate cele trei categorii de alimente suferă procese hidrolitice. În mediul alcalin din intestin, *glucidele* nehidrolizate în cavitatea bucală — astfel sînt majoritatea glucidelor ingerate — sînt digerate sub acțiunea amilazei pancreatice și a celorlalte diastaze amilolitice din suc intestinal. Aici, amidonul și glicogenul alimentar sînt mai întîi scindate pînă la stadiul de dizaharide — maltoză — iar de aici, maltaza le desface în oze (monozaharide); zahărul ingerat este intervertit aici — adică este desfăcut în cele două oze componente — sub acțiunea invertazei.

Proteinele care vin din stomac în chimusul gastric, se pot afla sub forma de proteine complexe, care nu au suferit procesul digestiei pepsice, sau sub forma de peptone și polipeptide, produși prin digestia pepsică. Sub acțiunea tripsinei pancreatice, proteinele complexe sînt scindate mai întîi în peptone și polipeptide și apoi, mai departe, chiar pînă la stadiul de aminoacizi. Prin digestia tripsică pot apărea urmă-

torii aminoacizii (în ordinea apariției lor): cistina, tirozina, triptofanul, leucina, alanina; în cursul digestiei tripsice nu se pot elibera fenilalanina și glicocolul.

Digestia proteică este desăvârșită mai ales de către erepsina intestinală; aceasta face hidroliza peptonelor și polipeptidelor în aminoacizi constituenți.

Nucleoprotidele sînt, la rîndul lor, hidrolizate tot de către tripsină, care le desface în componența proteică și acizi nucleici asupra cărora acționează apoi nucleazele.

Lipidele, ingerate sînt digerate aproape în totalitatea lor în intestinul subțire, datorită acțiunii lipazei pancreatice. Pentru digestia, ca și pentru absorbția lor este absolut necesară prezența bilei care, prin acizii săi biliari, activează lipaza pancreatică, iar prin sărurile sale biliare face posibilă emulsionarea permanentă a grăsimilor.

În procesul digestiei lipidelor în intestin deosebim două momente principale:

- la început, picăturile mari de grăsime ajunse în suc intestinal cu reacția alcalină, în prezența sărurilor biliare și datorită mișcărilor ritmice continue ale tubului intestinal, sînt rupte în picături din ce în ce mai mici cu diametrul de 0,5—1,0 microni, care rămîn ca atare în chilul intestinal — grăsimile sînt emulsionate permanent. În această stare de emulsie permanentă, ele suferă procesul hidrolitic propriu-zis;

- moleculele diastazei lipolitice, ale lipazei pancreatice activate, sînt adsorbite la suprafața picăturilor mici de grăsime, asupra cărora lucrează scindîndu-le în glicerol și acizi grași. Hidroliza se produce în două etape: în lumenul intestinal, lipaza pancreatică, asigură formarea de acizi grași liberi și monogliceride; hidroliza monogliceridelor cu lanț scurt are loc în celulele mucoasei sub acțiunea unei lipaze intestinale.

Eșantioanele recoltate aproape de joncțiunea duodeno-jejunală au conținut în medie 42% din grăsimea lor totală sub forma de acizi grași liberi, 8% 1-monogliceride, 10% 2-monogliceride, 16% digliceride și 24% trigliceride.

Durata trecerii alimentelor de-a lungul intestinului subțire este în medie de 2—4 ore.

În intestinul gros nu putem vorbi despre o activitate digestivă propriu-zisă, datorită sucului secretat de acesta. Aici alimentele digerate pot suferi o serie de procese în cursul cărora pot fi desfăcute în produși finali ai constituției lor, dar acest proces se realizează sub acțiunea microflorei bacteriene. În lungul intestinului gros se formează bolul fecal, care prin actul defecației este expulzat la exterior.

5.3.5. INTEGRAREA PROCESELOR DIGESTIVE

Aparatul digestiv cuprinde, atît la om, cît și la animale, un număr important de organe (cavitatea bucală cu anexele ei, faringele, esofagul, stomacul, intestinul subțire, intestinul gros și glandele anexe: ficatul și pancreasul), care se deosebesc atît din punct de vedere mor-

fologic (formă, mărime, conexiuni vasculare și nervoase, aparat glandular propriu), cât și din punct de vedere funcțional (în fiecare compartiment se petrec acte secretoare, motoare, digestive și de absorbție specifice). Toate aceste organe, prin activitatea lor, concură la realizarea funcției complexe dar unitare a digestiei alimentelor și absorbției lor în așa fel, încât întregul aparat digestiv apare ca un sistem unitar, în cuprinsul căruia între diferitele segmente există legături foarte strânse. Astfel, introducerea alimentelor în cavitatea bucală și contactul acestora cu receptorii gustativi de aici, declanșează nu numai secreția de salivă ci și de suc gastric și de suc pancreatic, iar pătrunderea alimentelor în stomac nu numai că stimulează secreția sucului pancreatic, dar determină și proprietățile cantitative și calitative ale acestuia. Tot astfel, trecerea chimusului gastric acid din stomac în duoden, declanșează secreția complexului de hormoni tisulari — *kinine* — care contribuie la reglarea secrețiilor: *gastrina* stimulează secreția de suc gastric; *enterogastronul* are o acțiune contrară; *secretina* și *pancreozimina* provoacă prima o secreție pancreatică fluidă, a doua un suc pancreatic bogat în enzime; *colecistokinina* — vărsarea bilei în intestin; *vilikinina* — motricitatea vilozităților intestinale (fig. 234); în același timp, declanșează mecanismul reflex de închidere al pilorului și inhibă motricitatea stomacului.

Pentru prima dată s-a arătat în mod experimental, de către școala lui Pavlov, interrelația dintre diferitele segmente ale tractului digestiv și căile ei de realizare.

Astfel, în cazul excitării mecanice, chimice și termice a stomacului, mișcările intestinale slabe sînt întărite, iar cele puternice sînt inhibate. Legăturile acestea (între motricitatea stomacului și a intestinului) apar mai manifeste în perioada de foame: acum contracțiile puternice ale stomacului inhibă activitatea motoare intestinală.

Tot astfel, excitarea regiunii ileo-cecale provoacă modificări atît în activitatea motoare, cât și în cea secretoare a regiunii pilorice a stomacului. Transmiterea impulsurilor reflexe de la regiunea ileo-cecală a intestinului la porțiunea pilorică a stomacului se face prin elementele simpatiche cuprinse între segmentele medulare D5 și L1, avînd ca stațiune de releu ganglionii plexului solar. Caracterul reacției reflexe motoare a regiunii pilorice în cazul excitării regiunii ileo-cecale se modifică odată cu creșterea excitabilității măduvei.

Excitarea prelungită a regiunii ileo-cecale provoacă tulburări reflexe circulatorii în vasele peretelui stomacului.

S-au putut arăta, de asemenea, și relațiile strînse între unele organe digestive și alte organe din afara sferei digestive: contracțiile puternice ale musculaturii stomacului sau ale intestinului sînt locul de plecare a unor

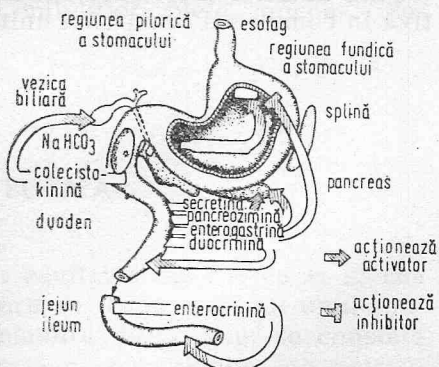


Fig. 234. Complexul de hormoni tisulari intestinali și acțiunea lor (după E. Florey).

impulsuri care modifică activitatea sistemului cardio-vascular, activitatea respiratoare, tonusul musculaturii scheletice etc. (aşa se întâmplă în cazul vomei).

Coordonarea şi succesiunea riguroasă în activitatea compartimentelor tubului digestiv este asigurată de legăturile nervoase reflexe şi umorale ce există între organele digestive, precum şi între acestea şi celelalte organe.

Legăturile reflexe dintre părţile tractului gastrointestinal prezintă o mare importanţă pentru funcţionarea unitară a acestuia. Aceste legături sînt deosebit de manifeste mai ales între acele segmente ale tubului digestiv care prezintă o importanţă deosebit de mare în mersul normal al proceselor digestive, între aşa-numitele „puncte nodale”, care sînt *regiunea pilorică şi regiunea ileo-cecală*.

Întreaga activitate a sistemului de organe digestive şi a legăturii acestuia cu alte organe este coordonată, în ansamblul ei şi de influenţele corticale reflex-condiţionate, în realizarea cărora un rol important revine interoreceptorilor tubului digestiv şi în special receptorilor „punctelor nodale”.

În rezumat, putem spune că: automatismul tractului gastrointestinal asigură tranzitul digestiv al alimentelor (mărunţirea lor mecanică şi hidrolitică, precum şi înaintarea lor); dar automatismul este supus influenţelor regulate centrale duble: tonice şi dinamogenetice pentru parasimpatic (nervul vag şi plexul hipogastric), antitonice şi inhibitoare pentru simpatic (nervul splanhnic şi plexul solar). Influenţele acestea sînt foarte evidente mai ales în cursul emoţiilor puternice.

Din antagonismul P.S(+) şi S.(—) rezultă funcţionarea tubului digestiv după nevoile generale ale organismului.

Dar în activitatea digestivă normală ce rol revine inervaţiei extrinseci?

Cantitatea alimentelor, compoziţia lor, compoziţia raţiei alimentare, timpul de masă, activitatea proprie fiecărui individ, toate la un loc influenţează activitatea digestivă a diferitelor segmente în parte şi tranzitul digestiv global. Organismul animal şi uman îşi adaptează astfel activitatea digestivă condiţiilor de viaţă. Or, aceasta este posibilă tocmai datorită inervaţiei extrinseci care integrează activitatea digestivă în complexul funcţional unitar al organismului.

6.

MECANISMELE ABSORBȚIEI

Alături de funcția de digestie a alimentelor, tubul digestiv mai îndeplinește și o a doua funcție de bază — absorbția produsilor de digestie, a apei și a sărurilor minerale alimentare.

În urma proceselor de digestie au apărut o serie de substanțe organice cu molecule mai mici, solubile și ușor difuzibile. Astfel sînt: aminoacizii, rezultați din hidroliza proteinelor; ozele, rezultate prin hidroliza glucidelor; acizii grași și glicerolul, rezultați prin hidroliza lipidelor. În cursul procesului de absorbție, toate aceste substanțe — împreună cu apa și sărurile minerale — trec prin peretele tubului digestiv, la nivelul căruia suferă o serie de transformări, iar de aici, cu sângele și cu limfa sînt duse la celulele corpului. În acest fel, absorbția alimentelor este un proces complex care are loc cu participarea activă a celulelor epiteliului tubului digestiv și a întregii mucoase digestive.

Absorbția prin peretele tubului digestiv este un caz particular al fenomenului general al permeabilității epiteliilor: piele, mucoase, seroase.

6.1. ABSORBȚIA BUCALĂ

Procese de absorbție se petrec și în cavitatea bucală, ca și în cea gastrică și în tubul intestinal. Astfel, dacă se leagă esofagul unui șoarece și în gura acestuia se introduce cianură de potasiu, se constată că în decursul a 20—30 minute șoarecele moare; cianura de potasiu s-a absorbit prin mucoasa bucală, a trecut în sânge și a provocat moartea animalului.

6.2. ABSORBȚIA GASTRICĂ

La un câine, se leagă pilorul și apoi se introduce în stomacul lui o anumită cantitate de stricnină. După 10—120 minute animalul moare otrăvit de stricnină care s-a absorbit prin peretele stomacului. Prin mucoasa gastrică se pot absorbi cu ușurință: glucoza, peptonele, alcoolul (mai ales pe nemîncate), acidul carbonic și, într-o măsură mai mică, apa și clorurile; viteza de absorbție variază cu specia: ea este rapidă la câine, pisică și porc; la cal este foarte lentă.

6.3. ABSORBȚIA ÎN INTESTINUL SUBȚIRE

Adevărata absorbție alimentară are loc însă la nivelul tubului intestinal: în intestinul subțire pentru principiile alimentare glucide, lipide și protide și prin peretele intestinului subțire și gros pentru apă și sărurile minerale.

6.3.1. FACTORII ABSORBȚIEI INTESTINALE

Starea fizică și compoziția chilului intestinal; procesele de digestie — de hidroliză a substanțelor alimentare — sînt terminate și produșii rezultați se află sub formă solvată și în cantitate mare în lichidul intestinal.

Particulele mici, insolubile, pot străbate bariera intestinală: granule de amidon, granule de lycopodium. Introducîndu-se în intestin emulsie de grăsimi colorate cu Sudan II, ele s-au regăsit în canalul toracic limfatic. Dar aceste particule insolubile nu au trecut decît prin efracție bariera intestinală, prin ruperea acesteia în anumite puncte ale ei. Tot așa pot pătrunde și unii microbi (bacilul Koch).

Suprafața de contact a alimentelor digerate cu peretele intestinal este enorm de mare; această mărire s-a făcut datorită: lungirii enorme a intestinului; formării unor apendici închiși ai intestinului (cum sînt apendicii pilorici a peștilor); formării unor cute sau spirale (peștii inferiori); apariției și dezvoltării unor organe speciale — vilozități intestinale la păsări și mamifere (chiar de la batracieni); la om numărul acestor vilozități este de 3600/cm² în duoden, 2500/cm² în ileon; la cornutele mari suprafața intestinului subțire ar fi de 5,6 m²; aceea a intestinului gros de 2,0 m², iar a cecumului de 0,46 m²; intestinul omului are o suprafață internă egală cu 0,65 m², dar se adaugă la aceasta și suprafața vilozităților; atunci se obține o suprafață totală de contact de 45 m² (fig. 235). La multe nevertebrate suprafața internă a intestinului se mărește foarte mult prin formarea unor diverticuli speciali, uneori destul de numeroși.

Structura însăși a peretelui intestinal cu un epiteliu format din celule cu numeroase microvilozități la polul apical și multe mitocondrii;

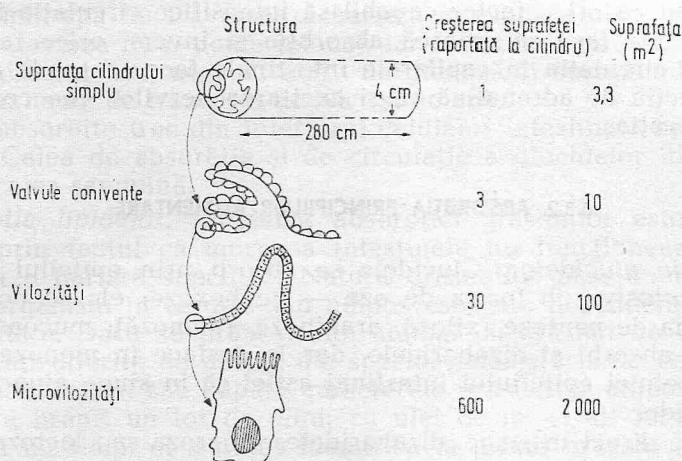


Fig. 235. Reprezentarea schematică a celor trei mecanisme care măresc suprafața epiteliului intestinului subțire.

cu vascularizația sanguină și limfatică extrem de bogată, cu existența plexurilor nervoase etc.

Motricitatea vilozităților. Numeroase observații făcute la animale au arătat că vilozitățile sînt într-o mișcare continuă în tot timpul digestiei și absorbției alimentelor. Mișcarea lor constă din scurtări și alungiri ritmice, datorită contracției și relaxării ritmice a fibrelor mușchilor Brücke. Numărul mișcărilor vilozităților este variabil de la un animal la altul: la cîine sînt în mod obișnuit 6/min; la om 3—5/min. Excitantul natural al mișcării vilozităților sînt diferitele substanțe din chilul intestinal (mai ales peptonele, acizii biliari, histamina, aminoacizii). Uneori, vilozitățile sînt în mișcare independentă una de cealaltă; alteori bat în grupuri; în condiții normale, mișcărilor vilozităților sînt stimulate de către *vilikinina* secretată de mucoasa intestinală sub acțiunea acidității sucului gastric trecut în intestin.

Prin mișcarea vilozităților se asigură: contactul permanent al chilului mereu înprospătat cu celulele epiteliului intestinal; o pompare continuă a lichidului din chiliferul central al vilozităților în plexul vascular limfatic superficial al mucoasei și de aici în plexul profund; prin această pompare continuă se ușurează absorbția unor noi substanțe din interiorul intestinului în chiliferul limfatic al vilozităților.

Activitatea mecanică a tubului intestinal. În cursul mișcărilor complexe intestinale, presiunea hidrostatică în interiorul intestinului este de 4—6 mmHg; este drept că această presiune este mai scăzută decît presiunea sîngelui în capilare, care este de 8—15 mmHg și în consecință ea nu poate determina absorbția dar ea ajută, concurează, la realizarea absorbției, ușurînd trecerea substanțelor prin epiteliul mucoasei intestinale.

Influența circulației. Presiunea sîngelui în capilarele intestinului este unul dintre factorii care joacă de asemenea un rol important în procesul de absorbție. Exact influența aceasta nu o putem defini dar

s-a constatat că orice factor capabil să intensifice circulația în capilarele intestinale face să crească absorbția și invers, orice factor care diminuează circulația în capilarele intestinale face să scadă absorbția. Astfel, injecția de adrenalină ca și excitarea nervilor vasoconstrictori, inhibă absorbția.

6.3.2. ABSORBȚIA PRINCIPILOR ALIMENTARE

Absorbția glucidelor. Glucidele se absorb prin epiteliul intestinal aproape exclusiv sub forma de oze — de hexoze; ele se pot absorbi și sub forma de pentoze (xiloză, arabinoză, ramnoză); mucoasa intestinală poate absorbi și dizaharidele, dar le desface în monozaharide în interiorul celulei epiteliului intestinal astfel că în sânge ajung toate ca monozaharide.

Injectate direct în sânge, dizaharidele, zaharoza sau lactoza sînt eliminate în totalitate, prin urină.

Absorbția ozelor din chilul intestinal este totală atunci cînd concentrația lor nu este mai mare de 4—5%. Cînd concentrația lor este de peste 9—10% (în urma ingerării unor siropuri concentrate sau unei cantități mari de zahăr), atunci ele determină ieșirea apei din sânge în lumenul intestinal, producîndu-se diareea zaharată.

Ozele pătrunse în celulele epiteliului intestinal, în prezența fosfatazei intestinale și a hormonilor corticosuprarenali și tiroidieni sînt fosforilate. Acidul monoiodacetic injectat, inhibă absorbția ozelor prin împiedicarea fosforilării lor în interiorul celulelor epiteliului intestinal. De asemenea, s-a mai constatat că unele monozaharide, galactoză și fructoză se transformă în glucoză în cursul absorbției lor, în celulele epiteliale intestinale. Viteza de absorbție a diferitelor oze este diferită: dacă considerăm viteza de absorbție a glucozei egală cu 100, pentru celelalte zaharuri absorbabile, indicii vitezei de absorbție sînt: galactoză 110; fructoză 4%; xiloza și arabinoza 15 și 19. Această viteză de absorbție diferită este în funcție de procesele biochimice ulterioare, care au loc în celulele mucoasei intestinale. Ozele fosforilate, trecînd din celulele epiteliului în sânge, ajung prin vena portă la ficat unde sînt transformate într-un polizaharid complex — glicogenul — formă de depunere a glucidelor în organism. La unele nevertebrate, se poate sintetiza glicogen chiar în celulele tubului intestinal.

Pentru absorbția glucidelor este absolut necesară prezența hormonilor corticosuprarenali și tiroidieni; în lipsa acestora, procesele de fosforilare nu mai pot avea loc. De asemenea, este necesară prezența vitaminelor B și C. În lipsa proceselor de fosforilare — fie din cauza lipsei hormonilor corticosuprarenali, fie din lipsa de vitamine B și C, fie din lipsa acidului fosforic — trecerea ozelor din chilul intestinal în interiorul celulelor epiteliului mucoasei intestinale este oprită.

Transportul activ de zaharuri depinde de prezența ionilor: astfel, absorbția de glucoză este crescută de K^+ în prezența ionilor de Mg^{++} .

Înlocuirea completă a Na^+ cu K^+ în mediu, împiedică absorbția glucozei ca și aceea a 1-tirozinei, di-fenilalaninei sau a uracilului.

În schimb, apa nu traversează bariera intestinală decât dacă există glucoză; galactoza nu o poate înlocui, iar lactatul și piruvatul sînt fără efect. Maximului de transport activ de glucoză îi corespunde, de asemenea, maximum de transport de Na^+ și de apă.

Ozele absorbite trec din interiorul celulelor intestinale în capilarele de sînge. Calea de absorbție și de circulație a glucidelor în organism este deci calea sanguină.

Absorbția lipidelor. Problema absorbției grăsimilor este mult îngreunată prin faptul că mucoasa intestinală nu funcționează față de grăsimi ca o barieră specifică. Natura grăsimilor puse în rezervă de către un organism în țesutul său adipos este sub dependența grăsimilor alimentare. Dacă se hrănește un animal cu grăsimi de compoziție și proprietăți diferite de acelea ale speciei sale, grăsimile ce se depun în rezervă în corpul său capătă caracterele grăsimilor alimentare. Lebedeff a hrănit un lot de cîini, cu ulei de in, și alt lot cu seu de oaie. După un timp, el a putut identifica la primii grăsimi de rezervă fuzibile la $+20^\circ\text{C}$ asemănătoare uleiului, iar la ceilalți grăsimi fuzibile la 50°C asemănătoare seului de oaie.

Ca produși de digestie a lipidelor, apar în intestinul subțire: glicerol, acizi grași, mono- și digliceride. Absorbția acestora începe din duoden și este aproape terminată la jumătatea jejunului (fig. 236). Glicerolul se absoarbe ca atare; acizii grași liberi, monogliceridele și chiar digliceridele cu lanț scurt formează cu sărurile biliare micle liposolubile care pot pătrunde în faza lipidică a membranei celulelor epiteliale. Celulele apicale absorb grăsimile din soluția micelară mai ușor decât celulele laturilor vilozităților. Di- și trigliceridele cu catenă lungă, picături destul de mari, nu sînt absorbite; picături de grăsimi neutre care au un diametru de cel mult 0,5 microni pot fi absorbite prin pinocitoză; alte picături, a căror diametru nu întrece 0,065 microni, vizibile la microscopul electronic, trec între microvilozități.

În interiorul celulelor epiteliale, diferiți produși lipidici absorbiți pot suferi o suită de transformări. Astfel, monogliceridele pot fi hidrolizate mai departe sub acțiunea unor lipaze celulare; din acizii grași absorbiți și glicerol, produs prin glicoliză în prezența de ATP și CoA, se pot sintetiza, în sistemul reticulo-endoplasmatic, molecule de trigliceride ce pot fi transferate sistemelor Golgi unde sînt condensate în picături de grăsimi complexe (pe lângă trigliceride acestea pot conține colesterol, fosfolipide și chiar pot fi îmbrăcate într-o peliculă subțire de proteină), care au fost numite chilomicroni și sub această formă sînt eliminate din celule — prin exocitoză — în plasma interstițială; picăturile de grăsimi neutre care au fost absorbite ca atare, trec de asemenea, prin reticulul endoplasmatic și sînt eliminate în spațiile intercelulare, constituind chilomicronii (fig. 237); o cantitate

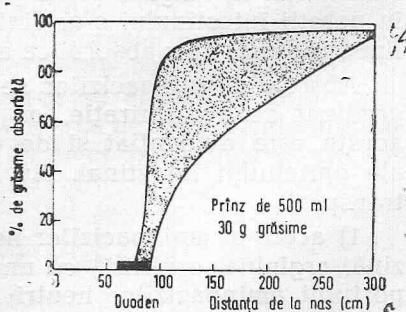


Fig. 236. Procentul de grăsime absorbită de-a lungul intestinului subțire, la om.

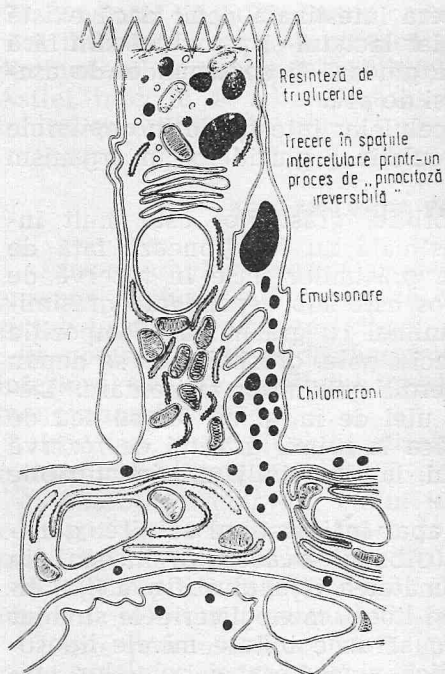


Fig. 237. Transformări ale lipidelor în celulele epiteliului intestinal, în cursul absorbției lor.

însemnată de acizi grași liberi (10—20%), în special cei cu lanț scurt, după fosforilare trec în plasma interstițială — prin difuziune — iar de aci în capilarele sanguine și mai departe în vena portă, ca și glicerolul.

Chilomicronii și picăturile de grăsime din plasma interstițială trec în chiliferele limfatice; după Schäfer în această trecere un rol important revine leucocitelor. Din chilifere, ce devin lactescente în cursul absorbției, lipidele ajung în canalul toracic limfatic și, prin vena subclaviculară stângă, intră în circulația generală sanguină.

Intestinul omului sănătos poate absorbi 100—150 g grăsimi în 24 ore, cu coeficient de utilizare de 95—98%.

Dintre factorii biologici activi, necesari desfășurării normale a absorbției lipidelor, trebuie să amintim hormonii corticalei suprarenale ca și vitaminele A și B.

Faptul că după absorbție, lipidele trec în circulația generală și de

aici la celulele corpului, fără a trece prin ficat, face posibilă depunerea lor sub formă de grăsime de rezervă.

Absorbția proteinelor. Proteinele sînt absorbite numai sub forma de aminoacizi; imediat ce apar în procesul digestiv din celulele epiteliului intestinal trec în sînge și prin vena portă ajung la ficat; numai într-o măsură neînsemnată pot trece și dipeptide. Aceasta este confirmată și de faptul că, în cursul absorbției alimentelor, cantitatea de aminoacizi în sîngele venei porte este mult crescută. După London, în pereții intestinului s-ar sintetiza unele albumine pe seama unor polipeptide care s-ar absorbi ca atare.

Absorbția aminoacizilor se face prin transfer activ, împotriva unui gradient de concentrație, cu cheltuială de energie celulară; lucrul acesta este evidențiat și de către dinamica potențialelor bioelectrice ale epiteliului intestinal. Au fost identificate chiar trei sisteme de transport:

1) acela al aminoacizilor neutri; 2) acela al aminoacizilor bazici (lizină, arginină, ornitină) cu un debit egal cu 5—10% din debitul transportului aminoacizilor neutri; 3) acela al 1-prolinei, 1-hidroxiprolinei, sarcosinei, dimetilglicinei.

Din albumina de carne, ouă, lapte se digeră și se absoarbe 77% din albumina pîinii albe, a orezului, cartofului, pînă la 83% din al-

bumina pîinii negre numai 50%. Albuminele de proveniență animală se digeră și se absorb, în general, mai bine decît albuminele vegetale.

Este posibilă uneori și absorbția proteinelor omoloage nedigerate; astfel, la cîine proteinele sale plasmatice puse într-o ansă intestinală sînt absorbite (34% în 40 minute); dimpotrivă, serumalbumina omului nu este absorbită de către aceeași ansă. La fel, globulinele anticorp ale colostrului sînt absorbite de către noul născut.

Absorbția apei și a sărurilor minerale. Absorbția apei se face atît la nivelul intestinului subțire cît și în cel gros. Prin intestin se absorb cantități enorme de apă 8—10 l în 24 ore la om datorită proceselor de osmoză. De obicei, chilul intestinal este o soluție mai diluată decît sîngele și apa cu sărurile solvate trece din intestin în sînge. Dar ea poate trece și în sens invers, din sînge în intestin, cînd se ingeră cantități mari de Na_2SO_4 sau MgSO_4 (solide sau soluții saturate); atunci chilul intestinal se concentrează mai mult decît sîngele; acum, apa trece din sînge în intestin și are loc purgația.

Apa nu se absoarbe ca atare în intestin, ci sub formă de soluții apoase izotonice sau hipotonice față de sînge, care conțin substanțe organice sau săruri minerale. Experiențele făcute de Pankova au arătat că și soluțiile hipertotonice de NaCl se absorb fără a fi în prealabil izotonizate.

Rapiditatea absorbției soluțiilor saline depinde de natura sărurilor. După Wallace și Cushny, s-ar putea face următoarea clasificare:

1) se absorb foarte rapid: NaCl, bromurile, iodurile, formații, acetatii, propionații, butirații, valerianații; 2) sînt absorbite mai puțin repede: nitrații, lactații, salicilații; 3) sînt absorbite foarte încet: sulfații, fosfații, malonații, succinații, malații, citrații, tartrații; 4) nu sînt absorbite: oxalații și fluorurile.

Metalele grele se absorb și se elimină prin mucoasa intestinală (așa este fierul).

Apa și sărurile minerale se absorb în cantitate mare și în intestinul gros, spre deosebire de substanțele alimentare organice, care se absorb numai în intestinul subțire. Ele s-ar putea absorbi în parte și prin mucoasa intestinului gros, dar chilul intestinal care trece în acesta nu mai conține nici glucide, nici lipide și nici protide absorbabile. De asemenea, prin mucoasa intestinului gros se pot absorbi și o serie de substanțe medicamentoase (pe aceasta se bazează procedeul practic al administrării unor medicamente pe cale rectală).

De asemenea, la nivelul intestinului gros se absorb și multe gaze rezultate în urma proceselor de fermentație și de putrefacție din intestinul gros. Acestea sînt transformate în ficat în sulfoconjugați ne-toxici și eliminate pe cale renală.

6.3.3. MECANISMUL ABSORBȚIEI INTESTINALE

Multă vreme, sub influența lui Ludwig, s-a admis că absorbția ar fi un proces legat de peretele intestinal, considerîndu-l pe acesta ca o simplă membrană permeabilă; trecerea substanțelor prin această

membrană s-ar face după mecanismele fizico-chimice ale filtrării, ale difuziunii și ale osmozei.

Astăzi trebuie să înțelegem absorbția ca un proces mult mai complex, care privește atât trecerea substanțelor prin celulele epiteliului mucoasei intestinale, cât și transformările lor în protoplasma acestor celule, pentru că ambele procese sînt foarte strîns legate unul de celălalt.

De asemenea, astăzi nu mai putem explica absorbția substanțelor numai prin mecanismele fizico-chimice ale filtrării și difuziunii. Este evident că în intestinul subțire au loc procese de osmoză și de difuziune. Dacă se introduce într-un segment al intestinului o soluție salină concentrată, de exemplu NaCl, se produce în ansa izolată o acumulare de lichid datorită creșterii presiunii osmotice în aceasta. De altă parte, o cantitate de NaCl trece în sînge, în conformitate cu legile difuziunii. Dar diferența aceasta de concentrație între conținutul intestinal și sînge nu este suficientă să explice absorbția în toate cazurile. De exemplu, dacă se introduce (Heidenhain) ser de ciine în intestinul aceluiași animal, se constată că este absorbit în întregime; ori în acest caz nu poate fi vorba despre o diferență de concentrație. Dacă se introduc într-o ansă intestinală izolată soluții izotonice de clorură de sodiu și sulfat de sodiu se constată că, clorura de sodiu este complet absorbită, pe cînd sulfatul de sodiu nu este. După legile osmozei ar fi trebuit ca NaCl să nu fi fost absorbită (fiind egal de concentrată și în sînge), iar Na_2SO_4 să fi fost absorbită aproape total dată fiind concentrația foarte mică în sînge.

Permeabilitatea epiteliului mucoasei intestinale (și în special a platoului ciliat al acestor celule) este supusă nu numai acțiunii legilor osmozei și difuziunii, ci și tuturor influențelor fizice susceptibile să modifice permeabilitatea protoplasmei: pH-ul, diferențele de potențial electric, acțiunile ionilor electrolitilor prezenți, puterea solubilizantă sau hidrofila a anumitor substanțe (cum sînt sărurile biliare), solubilitatea în lipoizi. Jocul acestor factori se poate suprapune acțiunii legilor osmozei și difuziunii și poate explica în unele cazuri mecanismul absorbției.

În multe cazuri însă, jocul acestor factori fizico-chimici nu este suficient spre a explica mecanismul absorbției; în astfel de cazuri, numai activitatea proprie a celulelor vii ni-l poate explica. Conheim a arătat că un segment de intestin de la un octopod legat și umplut cu KI, dacă este pus în sînge diluat de la aceeași specie, bine oxigenat, absoarbe în întregime toată iodura de potasiu; dacă este pus în sînge neoxigenat, se comportă ca o membrană inertă. Orice oprire a circulației intestinale oprește și absorbția pentru un timp foarte îndelungat. De asemenea, consumul de oxigen al intestinului crește mult în cursul perioadei digestive, față de perioada de repaus; creșterea aceasta este însă diferită după natura substanțelor absorbite, ceea ce arată un travaliu diferit, cu un consum energetic diferit, astfel, în cursul absorbției clorurilor și polipeptidelor, consumul este foarte mare.

După cum s-a arătat deja la absorbția glucidelor și lipidelor, dacă se blochează, prin injectarea de acid monoiodacetic, procesul de fosforilare a glucozei și galactozei, absorbția acestor substanțe este oprită.

Ținând seama de toate cele arătate mai sus, trebuie să considerăm absorbția ca un proces fiziologic complex, care se caracterizează prin următoarele: o strictă polarizare a trecerii substanțelor, întotdeauna din lumenul intestinului în sânge și nu invers; absorbția substanțelor din lumenul intestinal se poate face și contrar legilor fizico-chimice ale osmozei: din intestin are loc absorbția soluțiilor izotonice sau hipotonice; în cursul absorbției, crește consumul de oxigen și din această cauză crește termogeneza; în acest caz, cantitatea de energie necesară intestinului depinde de cantitatea absorbției; în celulele intestinale — ale vertebratelor — care iau parte la absorbție au loc procese biochimice complexe de transformare ulterioară a substanțelor absorbite (fosforilarea glucidelor, sinteza și fosforilarea grăsimilor).

Întregul proces complex al absorbției este reglat de influențe complexe neuro-umorale, care modifică atât permeabilitatea membranelor celulelor epiteliului intestinal, cât și viteza reacțiilor biochimice din protoplasma acestora. De asemenea, s-a arătat că procesul absorbției este controlat și reglat în permanență de către cortexul cerebral.

Semnificația biologică a proceselor de absorbție este dublă:

- un mecanism care asigură pătrunderea în mediul interior a unor substanțe energetice și plastice — metaboliți — care asigură întreaga activitate a organismului viu.

- o barieră protectoare, ce împiedică pătrunderea substanțelor alimentare într-o stare fizico-chimică dăunătoare organismului, în special în ceea ce privește proteinele.

7.

MECANISMELE RESPIRAȚIEI

În cursul schimbului de substanțe organismul animal ia din mediul extern nu numai alimente, ci și oxigenul. Luarea alimentelor și toate transformările lor sînt legate de actele digestive; luarea oxigenului și utilizarea lui ca și eliminarea bioxidului de carbon în mediul exterior, este legată de actele de respirație.

Rolul sistemului respirator în cadrul organismului este acela de a asigura o constanță a concentrației celor două gaze (O_2 și CO_2) în mediul intracelular, în condițiile în care are loc un consum permanent al primului și o producție neîncetată a celui de al doilea.

Respirația este un proces fiziologic complex, în realizarea căreia putem deosebi trei momente importante: 1) luarea oxigenului și cedarea bioxidului de carbon, din și în mediul ambiant, aerian sau acvatic, la nivelul aparatului respirator; 2) transportul acestor gaze de la aparatul respirator la țesuturi pentru O_2 și de la țesuturi la aparatul respirator pentru CO_2 ; 3) utilizarea O_2 de către celulele țesuturilor corpului în procesele de metabolism și formarea CO_2 -ului în cursul acestora.

7.1. SCHIMBUL DE GAZE ÎNTRE ORGANISM ȘI MEDIU

La organisme unicelulare, simpla difuziune este capabilă să asigure oxigenul necesar și eliminarea CO_2 -ului produs. La organisme pluricelulare acest mecanism este cu totul nesatisfăcător. Calculele au arătat că, pentru un animal sferic, cu raza de 1 cm și un consum de 100 ml O_2 /kg/oră, este nevoie de o presiune externă a oxigenului de 25 atmosfere — adică 19000 mmHg — pentru ca acest gaz să ajungă prin difuziune pînă în centrul său.

La organismele pluricelulare, sistemul respirator complex, care a apărut și s-a dezvoltat în lumea animalelor și care funcționează în strînsă corelație cu sistemul circulator, este capabil însă să valorifice cu maximum de randament condițiile de presiune și conținut în oxigen din aerul atmosferic sau mediul acvatic.

Forma cea mai primitivă a schimburilor gazoase la animalele pluricelulare este tot aceea prin difuziune pe toată suprafața corpului. Forma aceasta o întâlnim atît la nevertebrate, cît și la unele vertebrate inferioare.

Pe măsură ce tegumentul se îngroașă și devine mai impermeabil și pe măsură ce cresc și nevoile organismului în oxigen, apar suprafețe respiratoare bogat vascularizate, aparatele respiratorii, la nivelul cărora schimbul de gaze este foarte intens.

La nevertebrate găsim: branhiile crustaceilor, moluștelor și ale unor viermi; plămîinii păianjenilor și gasteropodelor pulmonate; aparatul traheal al insectelor, miriapodelor și scorpionilor. Toate au însă o trăsătură comună: sînt formațiuni de origine ectodermică, foarte subțiri, permeabile și bogat vascularizate.

La vertebrate apar branhiile și plămîinii, cu origine însă diferită: branhiile de origine ectodermică, iar plămîinii cu originea în endoteliul faringean (fig. 238).

Fiecare din tipurile de aparate respiratorii amintite mai sus s-a dezvoltat în strînsă legătură cu modul de viață al animalelor.

— *Apariția aparatelor respiratoare specializate* reprezintă un moment important în evoluția funcției respiratoare.

— Un al doilea moment important a fost *apariția mișcărilor respiratorii specializate*, care asigură înprospătarea continuă a mediului ambiant respirator.

— Un al treilea moment, tot atît de important, este *apariția pigmentilor respiratori*, în lichidele circulante ale corpului care asigură un transport de O_2 și CO_2 mult mai mare, decît dacă acesta s-ar face numai prin simpla solvare a celor două gaze.

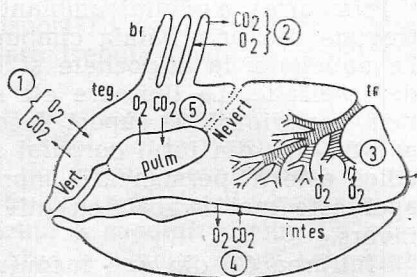


Fig. 238. Schemă ce cuprinde diferitele tipuri de respirație în regnul animal:

1 - mecanismul tegumentar; 2 - branhial; 3 - traheal; 4 - intestinal; 5 - pulmonar.

7.1.1. TIPURILE DE RESPIRAȚIE ÎN SERIA ANIMALĂ

7.1.1.1. Respirația tegumentară

La nevertebrate. La multe nevertebrate acvatice inferioare ca spongieri, celenterate, nematode, unele echinoderme, luarea oxigenului și eliminarea CO_2 se face prin difuziune pe toată suprafața corpului sau prin pereții aparatului gastrovascular, din apa înconjurătoare sau din hidrolimfă.

Primenirea mediului ambiant se face prin mișcările corpului în întregime sau prin bătaia cîmpurilor de cili, sau a celulelor cu flageli. La polichete, la oligochete și la hirudinee apar mișcările specializate de respirație. La lipitoare ele se fac astfel: lipitoarea, fixată cu ventuza posterioară de suport, face mișcări ondulatorii de înot pe loc. Prin acestea apa din jurul corpului animalului este într-o continuă mișcare, adică este în permanentă înprospătare. Cu cît gradul de oxigenare a apei este mai ridicat, cu atît numărul mișcărilor este mai redus și invers.

Intrarea O_2 din apa înconjurătoare, printr-un proces de difuziune, prin tegumentul corpului animalelor, este ușurată datorită unei bogate vascularizații a acestuia și datorită faptului că el nici nu este îngroșat.

Respirația prin toată suprafața corpului — sau respirația cutanată — se mai întîlnește și la multe nevertebrate terestre adulte sau la unele larve; la planariile terestre, la nemerțenii terestri, la nematode și la oligochete. De asemenea la insectele primitive și mici (proture și unele colembolae) care trăiesc în sol. Larvele insectelor din sol, care posedă un sistem traheal, au în același timp și o respirație cutanată; aceasta le asigură luarea unei cantități mai mari de oxigen (circa 25% din oxigenul total luat de ele).

La toate aceste grupe de animale, respirația tegumentară este posibilă datorită faptului că tegumentul corpului lor este subțire, neîngroșat și conține fie multe capilare, la viermii superiori, fie multe lacune; în aceste condiții, O_2 din mediul extern poate difuza în mediul intern al organismului, iar CO_2 poate difuza din mediul intern înspre mediul extern.

La vertebrate. Respirația cutanată există și la multe vertebrate, mai cu seamă la pești și batracieni. Krogh a arătat că atunci cînd este împiedicată, într-un anumit fel, respirația branhială (prin legarea branhiiilor și a faringelui), respirația cutanată acoperă peste 80% din nivelul schimburilor gazoase normale ale acestor animale.

La pești, după intensificarea schimburilor gazoase la nivelul tegumentului, se deosebesc 3 grupe ecologice:

— în prima grupă intră peștii adaptați la un deficit permanent de oxigen, peștii din apele stătătoare, calde: crapul, carasul, somnul; proporția respirației cutanate față de respirația generală variază la aceste forme între 17% și 22%, iar la unele (crap) poate ajunge pînă la 42—80%;

— din a doua grupă fac parte peștii din familia Acipenseridelor (păstruga, nisetru, cega), la care, cu toată forma complicată a învelișurilor cutanate prin prezența scuturilor, respirația cutanată reprezintă totuși 9—12% din cea generală;

— a treia grupă o formează peștii adaptați la apa cu concentrație medie sau ridicată de oxigen, și anume *Coregonus* și *Osmerus*, la care proporția respirației cutanate față de cea generală reprezintă abia 3,2—9%.

Intensitatea respirației cutanate rămîne la același nivel atît în apă cît și în aer, în timp ce respirația branhială dispare în aer aproape total. În timpul sărăcirii în oxigen a apei înconjurătoare, respirația bran-

hială este inhibată, iar cea cutanată este intensificată. De acest lucru trebuie să se țină seama în cursul transportării peștilor vii, mai ales a acelor din prima și a doua grupă, care trebuie feriți de răniri ale tegumentului.

În cursul dezvoltării ontogenetice a peștilor, respirația cutanată apare prima, înaintea celei branhiale. Astfel, la larvele acipenseridelor, în momentul ecloziunii, sistemul de organe respiratoare și de organe digestive nu sînt încă dezvoltate, iar schimburile gazoase se fac doar prin suprafața bogat vascularizată a sacului vitelin. La păstrugă (*Acipenser stellatus*) numai din ziua a cincea după ecloziune apar branhiile, respirația cutanată fiind înlocuită acum cu cea branhială, proces însoțit și de o creștere bruscă a consumului de oxigen și de apariția mișcărilor operculare, ca mișcări specializate respiratorii, în locul mișcărilor întregului corp.

La batracieni, respirația cutanată joacă de asemenea rol important în realizarea schimbului de gaze. Importanța aceasta reiese (a) atît din urmărirea raportului existent între suprafața tegumentului și aceea a plămînilor, (b) cît și din măsurarea schimbului de gaze la nivelul tegumentului și al plămînilor;

a) suprafața tegumentului la broaște este mai mare decît aceea a plămînilor, după raportul 3:2 (în timp ce la mamifere suprafața plămînilor este de 40—50 ori mai mare decît a tegumentului);

b) intensitatea schimbului de gaze la nivelul tegumentului și la nivelul plămînilor reiese din tabelul 11.

Tabelul 11

Raportul dintre respirația tegumentară și cea pulmonară, la unii batracieni

Specia	Oxigen (cm ³)	CO ₂ (cm ³)	C.R.CO ₂ /O ₂
<i>Rana esculenta</i>			
Respirația tegumentară :	62 cm ³ = 51%	119 cm ³ = 86%	1,92
Respirația pulmonară :	51 cm ³ = 49%	19 cm ³ = 14%	0,32
	113 cm ³	138 cm ³	1,22
<i>Rana fusca</i>			
Respirația tegumentară :	52 cm ³ = 33%	129 cm ³ = 74%	2,48
Respirația pulmonară :	105 cm ³ = 67%	45 cm ³ = 26%	0,43
	157 cm ³	174 cm ³	1,10

După cum se observă din tabel, prin tegument se elimină mai ales o cantitate mare de CO₂ — mai mare decît prin plămîni. Pentru realizarea normală a schimbului de gaze prin tegument, este necesar ca acesta să fie în permanență umed, lucru ce se realizează în mod natural printr-o secreție specială a tegumentului.

Respirația cutanată continuă să joace un rol în schimburile gazoase și la reptilele care își duc viața în mediul acvatic; ea are o intensitate destul de mare la șerpii de apă.

Pe măsură ce la reptilele terestre tegumentul se îngroașă și se acoperă cu un strat cornos, sau cu diferite formațiuni tegumentare, la păsări și mamifere funcția lui respiratoare dispare.

Totuși, experiențele au arătat, că chiar la păsări și mamifere mai putem vorbi de un schimb de gaze la nivelul tegumentului, a cărui valoare se poate ridica la $1/1000 - 1/225$ din valoarea respirației pulmonare. Prin tegument se elimină o cantitate de CO_2 , care raportată la cantitatea de CO_2 eliminat prin plămâni, are următoarele valori, pentru:

găină: din 23,60 g CO_2 prin tegument se elimină 0,552 g = 1,9% sau $1/52$ parte
ciine: din 54,96 g CO_2 prin tegument se elimină 0,458 g = 0,8% sau $1/120$ parte
iepure: din 98,76 g CO_2 prin tegument se elimină 0,823 g = 0,8% sau $1/120$ parte
om: din 834,10 g CO_2 prin tegument se elimină 0,950 g = 0,1% sau $1/878$ parte

7.1.1.2. Respirația branhială

La crustacei. Crustaceii, adaptați vieții acvatice, iau totdeauna oxigenul necesar metabolismului lor din apa în care trăiesc, fie că aceasta este apă dulce, fie că este apă marină. Chiar și la aceia care sînt capabili să iasă pentru un anumit timp pe uscat — așa cum este crabul cocotier (*Birgus latro*) — luarea oxigenului se face tot din apa care învelește aparatul lor respirator.

La crustaceii inferiori, cum sînt copepodele, schimburile gazoase respiratorii se face la nivelul întregului tegument; la fel și la larvele crustaceilor.

Pe măsură însă ce învelișul chitinos al tegumentului se îngroașă, devine impermeabil, schimbul de gaze se face numai prin anumite regiuni ale lui, neîngroșate și permeabile. Aceste regiuni respiratoare sînt întotdeauna într-o conexiune directă cu apendicii corpului, mai ales cu apendicii locomotori.

Organele respiratoare sînt în permanență scaldate de un curent de apă proaspătă, bine oxigenată. La grupele de animale la care există cili vibratili, aceștia, prin mișcările lor, întrețin un curent permanent de apă care scaldă branhiile din cavitatea paleală — exemplu la moluște.

La crustacei, unde nu există astfel de cili vibratili, curentul de apă este întreținut prin mișcările apendicilor locomotoare, la baza cărora se află aparatul branhial; la ciripede și ostracode, schimburile gazoase se fac la nivelul suprafeței interne a carapacei; la Phyllopode și Isopode tegumentul apendicilor, care este subțire, îndeplinește rolul de regiune respiratoare — apendicele formează așa-numitele picioare branhiale. Acolo unde și tegumentul apendicilor locomotoare este îngroșat, întîlnim ca organe respiratoare branhiile adevărate: pleuro-branhiile.

În toate cazurile, branhiile sînt găzduite într-o cameră branhială, în care circulă permanent un curent de apă proaspătă, oxigenată, dinspre partea anterioară spre partea posterioară a acesteia, care este produs și întreținut de mișcarea de „du-te-vino” a epipoditului falcilor posterioare (scafognatit).

Amplitudinea și frecvența mișcărilor apendicilor care asigură curentul de apă proaspătă, nu este întâmplătoare; la *Astacus fluviatilis*, la *Gammarus locusta*, la *Gammarus pulex*, sărăcirea apei în oxigen sau excesul de CO_2 accelerează aceste mișcări.

La unii crustacei, cum sînt: *Palaemonetes vulgaris*, *Potamobius* etc., cantitatea de oxigen consumat este independentă de cantitatea de oxigen din apă, între anumite limite de variații normale. La altele însă, cum sînt *Hommarus americanus* și *Callinectes sapidus* — este o strînsă proporționalitate între gradul de oxigenare a apei și valoarea consumului de oxigen.

La pești. Respirația prin branhiile formează la pești mecanismul de bază al schimbului de O_2 și de CO_2 dintre mediul extern și mediul intern al animalelor.

Suprafața totală de contact a branhiilor cu apa înconjurătoare este foarte mare: la un crap de mărime mijlocie ea este de $0,5 \text{ m}^2$; la un caras de 10 g greutate, suprafața branhială este de $16,96 \text{ cm}^2$, ceea ce revine la $1,70 \text{ cm}^2$ pentru fiecare gram de greutate corporală.

Mecanismul respirației peștilor, prin branhiile. Apa care scaldă branhiile, fie că acestea sînt în camera operculară, fie că sînt în fantele branhiale, este într-o continuă mișcare dinspre cavitatea bucală spre exterior. Mișcarea apei este asigurată de mișcări ale gurii și ale operculilor care pot acționa ca niște pompe hidraulice de pompare sau de aspirare și pompare a apei; ele constituie mișcărilor respiratorii ale peștilor.

În ceea ce privește frecvența mișcărilor respiratorii, experiențele au arătat că, atît creșterea temperaturii și a cantității de CO_2 din apă, cît și micșorarea cantității de O_2 provoacă o accelerare; o încălzire a apei peste 26°C , are drept urmare o scădere.

Numărul respirațiilor scade în timpul perioadelor de noapte, cînd unii pești sînt mai liniștiți sau chiar stau pe fundul bazinelor în repaus; există deci un ritm de zi și un ritm de noapte. La peștii pelagici, care înoată încontinuu, variația ritmică de zi și noapte e mai mică.

Există o strînsă legătură între cantitatea de oxigen conținut în apa diferitelor bazine acvatice și peștii ce-l populează; unii pești (păstrăvii) nu pot trăi decît în apele reci de munte cu o cantitate ridicată și constantă de oxigen — sînt *pești stenooxibionți*; alții pot trăi (crapii) în ape și cu un conținut mai scăzut și variabil de oxigen, sînt *formele eurioxibionte*.

Cantitatea de oxigen necesară peștilor variază după specie, după anotimp și după intensitatea proceselor fiziologice ce se desfășoară în țesuturile lor. În general, putem spune că peștii răpitori și mai ales cei mobili — peștii de larg — consumă mai mult oxigen decît cei sedentari, ce se hrănesc cu animale mici, sau trăiesc mai mult pe fundul apelor. Cea mai mare nevoie în oxigen o manifestă peștii în cursul perioadelor de maturitate sexuală; o hrănire intensă cere și ea o cantitate mai mare de oxigen. De asemenea, puietul are nevoie de oxigen mai mult decît adulții.

Iată cum putem împărți peștii din apele dulci din țara noastră, după nevoia lor de oxigen:

1) pești care cer o cantitate foarte mare de oxigen: păstrăvul (*Salmo trutta labrax morpha fario*), zglăvocol (*Cottus gobio* și *C. poecilopus*), boișteanul (*Phoxinus phoxinus*) și grindelul (*Nemachilus barbatulus*). Ei trăiesc în ape reci, bogate în oxigen (7—11 cm³/litru);

2) pești ce necesită o cantitate mare de oxigen: lipanul (*Thymallus thymallus*), scobarul (*Chondrostoma nasus*), cleanul (*Leuciscus cephalus*), mihalțul (*Lota lota*), porcușorul (*Gobio gobio*);

3) pești care cer o cantitate mijlocie de oxigen: mreana (*Barbus barbus*), bibanul (*Perca fluviatilis*), ghiborțul (*Acerina cernua*), știuca (*Esox lucius*), șalăul (*Sander lucioperca*);

4) pești cu un consum mic de oxigen: plătica (*Brama brama*), batca (*Blicca björkna*), loarca (*Rhodeus sericeus amarus*), văduvița (*Leuciscus idus*), somnul (*Silurus glanis*), caracuda (*Carassius carassius*), crapul (*Cyprinus carpio*), linul (*Tinca tinca*).

7.1.1.3. Respirația intestinală

La unii pești, pe lângă respirația branhială și tegumentară, un rol important îl joacă respirația prin mucoasa cavității bucale sau prin peretele intestinului terminal.

După cum se vede din tabelul 12, respirația intestinală este destul de intensă la peștii de baltă, față de respirația branhială și cutanată.

Tabelul 12

Raportul dintre respirația intestinală, cutanată și branhială la pești

Animalul cercetat	Respirația cutanată	Respirația branhială	Respirația intestinală	
			Cavitatea bucală	Intestin terminal
Pești în general	+	++++	+	—
Pești de baltă	++	++	—	+++

În cursul trecerii de-a lungul porțiunii terminale a intestinului, aerul înghițit prin orificiul bucal își pierde 50% din conținutul său în O₂.

Respirația intestinală se întâlnește la unii reprezentanți ai familiei siluride, la cobitide, precum și la alte forme. La noi în țară ea a fost studiată de Elena Lupu pe speciile: *Misgurnus fossilis* și *Cobitis barbatula*.

Peștii de baltă se ridică la suprafața apei, înghit o bulă de aer, din care O₂ trece prin difuziune în sânge la nivelul epitelului intestinal iar CO₂-ul din sânge iese în bula de aer și apoi aceasta este eliminată prin orificiul anal. În cursul trecerii de-a lungul intestinului, aerul nu numai că își pierde 50% din oxigenul său, dar se și îmbogățește în CO₂ cu 30%.

La acești pești epitelul intestinal este lipsit de vilozități, și-a pierdut funcția de absorbție a alimentelor și este foarte vascularizat.

Între respirația branhială și cea intestinală a peștilor amintiți există o strînsă legătură. În condiții normale de viață, în special cînd temperatura apei este scăzută, este suficientă respirația branhială. Cînd însă temperatura apei este ridicată — cînd cantitatea de oxigen solvat scade (și cînd peștii în general reacționează la această anoxie prin accelerarea ritmului mișcărilor operculare — branhiale), peștii cu respirație intestinală nu-și modifică ritmul respirator; acum ei înghit aer și își completează respirația branhială cu respirația intestinală. Experiențele lui Babčic și Dedek (asupra lui *Misgurnus*) au arătat că într-o apă curată cu temperatura de $+5^{\circ}\text{C}$, peștii rămîneau sub apă timp de 8 ore fără a se ridica la suprafață să înghită aer. Într-o apă la fel de curată sau cu temperatura de $+25^{\circ}$, peștii ieșeau la suprafață, înghițeau aer și își goleau apoi intestinul de aer de 19 ori pe oră. Într-o apă fiartă în prealabil și răcită apoi la $+25^{\circ}\text{C}$, numărul înghițiturilor de aer se ridică la 67/oră.

La vertebratele superioare lipsesc cercetările asupra funcției respiratoare a intestinului.

La unii pești, un rol important în realizarea schimbului de gaze, în actul respirator, revine și vezicii înotătoare.

7.1.1.4. Respirația traheală

La insecte respirația este aeriană. La acestea O_2 este dus pe căile respiratoare — sistemul de trahee — pînă la celulele corpului ori la sîngele din lacune, în opoziție totală cu ceea ce se întîmplă la celelalte grupe de animale, la care sîngele transportă oxigenul de la aparatul respirator la toate celulele. Sistemul de trahee pline cu aer micșorează mult densitatea corpului insectelor și facilitează locomoția aeriană a acestora.

Trecerea oxigenului din celulele traheale în sînge sau în celulele țesuturilor se face prin difuziune, datorită diferenței de tensiune.

Krogh a găsit următoarele valori pentru diferențele de tensiune a oxigenului din aerul atmosferic și din terminațiile traheale: la *Scutigera* 0,12%, la *Tenebrio* 2,2%, la omizi 1,5—1,7%.

Eliminarea CO_2 -ului are loc tot prin difuziune. Totuși, prin trahee iese abia o mică parte din CO_2 ; restul este eliminat prin difuziune prin pereții corpului.

Kreps și Cenîkaeva au constatat că hemolimfa insectelor ortoptere conține o substanță ce inhibă hidratarea moleculei de CO_2 , fenomen care are loc în sîngele altor animale. Prin inhibarea hidratării CO_2 , acesta este mai ușor difuzabil.

La multe larve acvatice, găsim branhii traheene ca organe respiratoare. Ele sînt răsfrîngeri tegumentare de formă variată: de peri sau de lamele împrăștiate pe tot corpul, au o bogată rețea traheană, prin care O_2 luat din apă (prin difuziune prin peretele branhiei traheene) este răspîndit la celulele țesuturilor.

La larvele de *Eristales*, stigmatetele se află pe niște pedunculi stigmatiferi pe care larva îi poate alungi de 5—6 ori lungimea corpului

lor; prin aceasta, stigmatele sînt scoase afară din apă și se poate face respirația normală.

La insectele hidrofile, care respiră la suprafața apei, antenele recurbate permit aerului să treacă sub corpul insectei, unde bulele de gaz sînt prinse de niște perișori, ținute în rezervă sau îndreptate spre stigmate.

La unele hemiptere, la *Nepa*, abdomenul se termină cu o tijă rigidă, la fel de lungă ca și corpul, care constituie un sifon respirator; acest sifon este format în realitate prin unirea a două tije scobite în șanț și ale căror margini sînt garnisite la interior cu perișori foarte fini, care asigură impermeabilitatea canalului.

La larvele și nimfele libelulidelor (*Libellula*, *Aeschna*, *Calopteryx*) rectul este transformat în aparat respirator și cuprinde în interiorul lui branhiile traheale. Extremitatea abdomenului poartă 5 apendice lanceolate care, apropiindu-se, se închid complet și în acest fel rectul este transformat în camera branhială. Contractiile ritmice ale arcurilor abdominale permit reimpăstarea regulată a apei, care ocupă această cameră.

Primenirea aerului în aparatul traheal al insectelor se face în urma mișcărilor respiratorii.

Mișcările respiratorii ale insectelor, în repaus, sînt limitate în general, la abdomen. În zbor se adaugă și mișcările mușchilor respiratori. În aceste mișcări, diametrul longitudinal al abdomenului rămîne neschimbat; diametrul transversal și vertical se micșorează periodic, ca urmare a contracției musculaturii abdominale; traheele sînt turtite și aerul sărăcit în oxigen și îmbogățit în bioxid de carbon este alungat la exterior; în timpul relaxării acestei musculaturi, diametrele își revin la valoarea inițială datorită spiralelor elastice ale traheelor și elasticității chitinei tegumentului și aerul proaspăt este aspirat.

Expirația este deci activă, iar inspirația pasivă, în opoziție cu ceea ce se petrece la vertebratele aeriene, la care inspirația este activă și expirația pasivă. Ritmul mișcărilor respiratorii abdominale în repaus este în medie de 20—30 pe minut.

Mișcările de expirație și de inspirație se fac de obicei simultan pentru întreg abdomenul; cîteodată, totuși, se propagă ca o undă de la o extremitate a abdomenului la cealaltă.

Ele sînt adesea separate prin pauze, care urmează fiecărei perioade respiratorii și prin opriri, care nu se produc decît după un anumit număr de perioade. Pauzele și opririle au totdeauna loc în inspirație.

Mișcările respiratorii se realizează în mod reflex și sînt reglate de ganglionii nervoși ai segmentelor abdominale dar pot fi modificate prin acțiunea ganglionilor cerebroizi în urma extirpării cărora ele se răresc aproape întotdeauna.

7.1.1.5. Respirația pulmonară în seria animală

La nevertebrate. Ca tip de respirație pulmonară la nevertebrate se poate lua aceea a arahnidelor. „Plămîinii” acestui grup de animale au o structură caracteristică, așa cum se vede din figura 239.

Nu cunoaștem exact mecanismul mișcărilor prin care se realizează primenirea aerului din camera pulmonară. Unii cred că în urma contracției fibrelor musculare din peretele camerei cu aer (al camerei pulmonare) întregul volum al acesteia se micșorează, gonind o cantitate de aer din interiorul ei; în timpul relaxării acestor fibre, camera se umple din nou cu aer proaspăt. Alții însă cred că primenirea aerului din pulmon se face prin mișcărilor septelor traheale.

Păianjenii de apă respiră din bula de aer prinsă între perișorii corpului lor. *Argyroneta aquatica* își construiește printre plantele acvatice un fel de clopot, pe care îl umple cu aer, venind de nenumărate ori la suprafața apei și ducând jos o bulă de aer pe care o lasă acolo; odată ce clopotul este umplut, schimbul de oxigen și de bioxid de carbon cu apa din jur se face prin difuziune.

La vertebrate. Respirația la vertebratele terestre, începând cu batracienii, se face prin plămâni. Plămînii vertebratelor au forma a doi saci plini cu aer, prevăzuți cu căi respiratoare, prin mijlocirea cărora aerul poate intra sau ieși; ei își au originea în endodermul segmentului anterior al tubului intestinal.

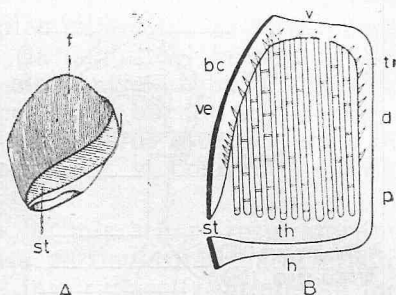


Fig. 239. Plămînul păianjenului *Zilla cadophyla* (A):

st — stigma; f — foiele plămînului; B — secțiune longitudinală prin plămîn; th — camera cu aer; tr — compartimentele foliare; p — septe traheale. Laturile corpului: anterioară (v), posterioară (h), centrală (ve), dorsală (d); bc — tegmentul ventral abdominal.

7.1.1.6. Respirația pulmonară a vertebratelor

Evoluția pulmonului vertebratelor. În cursul evoluției vertebratelor și plămînul devine din ce în ce mai complex: de la sacul simplu, unialveolar (la *Proteus*) trecând prin diferite etape, plămînii capătă o structură din ce în ce mai complexă, pînă ce se ajunge la plămînii complecși ai mamiferelor.

Particularități structurale. Din punct de vedere structural, plămînii vertebratelor prezintă o serie de caracteristici, care dau posibilitatea să înțelegem modul lor de funcționare:

a) existența sistemului complex al căilor aeriene (fig. 240) — cavi-tățile nazale, trahea, bronhiile, bronhiiolele — căptușite de un epiteliu cu multe celule secretoare de mucus, pe unele porțiuni ale lui bogat ciliat, care asigură: oprirea particulelor în suspensie din aerul inspirat, încălzirea și umezirea acestuia, ca și ajungerea lui, în același timp, la nivelul tuturor alveolelor funcționale;

b) alveolele pulmonare, unitățile funcționale ale plămînului vertebratelor (afară de păsări), sînt căptușite cu un „epiteliu respirator” subțire, format din celule caracteristice; suprafața totală a celor 300 milioane de alveole, cu diametrul ce variază între 75 și 300 microni, cîte sînt în plămînii omului, este de 70 m² (de vreo 40 ori suprafața

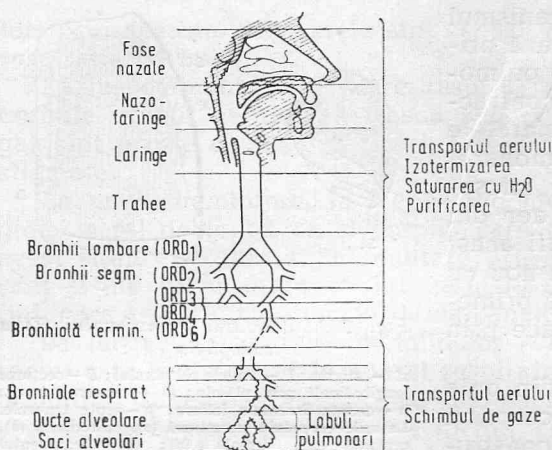


Fig. 240. Schema căilor aeriene și semnificația lor funcțională, la om (după I. Baci).

corporală); grosimea epitelului este inferioară la 0,1 microni; acest epiteliu asigură un transport de 200—500 ml O_2 /min la omul în repaus și de pînă la 5500 ml O_2 /min într-un exercițiu fizic;

c) la diferitele grupe de vertebrate și în cadrul acestora, la diferitele specii, există o relație între suprafața corpului și suprafața totală a plămînilor; la batracieni, suprafața corpului este mai mare decît suprafața plămînilor; la păsări și mamifere, dimpotrivă, suprafața plămînilor este cu

mult mai mare decît suprafața corpului; cu cît intensitatea proceselor de metabolism crește, crește și intensitatea schimburilor gazoase la nivelul plămînilor și suprafața acestora este proporțional mai mare;

d) epitelul respirator este foarte bogat vascularizat, el fiind sprijinit pe o rețea abundentă de capilare sanguine scurte; peretele fiecărui capilar are o grosime inferioară la 0,1 microni și un diametru de 7—10 microni; suprafața totală a patului capilar este apreciată tot la 700 m^2 și ea asigură un debit sanguin de 4 l/min la omul în repaus și de 30—40 l/min în exercițiu forțat, deși presiunea eficientă a pompei cardiace este inferioară la 15 mmHg;

e) peretele alveolelor pulmonare conține numeroase fibre elastice, datorită cărora țesutul pulmonar este foarte elastic;

f) ambii plămîni sînt înveliți în cele două pleure.

Schimbul de gaze (de O_2 și CO_2) în cursul respirației pulmonare se face numai la nivelul epitelului respirator alveolar. De-a lungul căilor respiratorii, schimbul acesta este inexistent, ele constituind spațiul mort.

Mecanica ventilației pulmonare. Menținerea unei compoziții cît mai constante a aerului alveolar care să asigure încărcarea la saturație a sîngelui din rețeaua capilară sanguină cu O_2 și cu descărcarea surplusului de CO_2 — transformarea continuă a acestuia din sînge venos în sînge arterial — este asigurată prin aport intermitent de aer atmosferic și eliminare de aer alveolar. Aceasta constituie fenomenul de *ventilație pulmonară*, întreținută de mișcările specializate — *mișcările respiratorii*. Pentru fiecare mișcare completă (respiratoare), deosebim două faze: o fază în cursul căreia aerul proaspăt pătrunde în plămîni — este *inspirația*; o fază în cursul căreia aerul viciat din plămîni iese la exterior — este *expirația*.

La mamifere și la păsări mișcările respiratorii se realizează prin modificările de volum ale cutiei toracice; la celelalte grupe de vertebrate, mișcările respiratorii se realizează prin mecanisme, în parte diferite.

La *batracieni*, aerul este introdus în plămîni — în inspirație — prin mișcări asemănătoare celor de înghițire (la deglutiție) menținînd gura închisă, broasca face o serie de mișcări ale planșeului bucal, în cursul cărora aerul atmosferic este aspirat în cavitatea bucală prin narine și de aici este înghițit în plămîni. În expirație, aerul este dat afară din plămîni prin contracția musculaturii flancurilor și contracția fibrelor musculare conținute în peretele plămînilor.

La *reptile*, mecanismul de realizare a mișcărilor respiratorii se apropie de cel de la mamifere, avînd însă particularități caracteristice vieții lor tîrîtoare, sau aproape tîrîtoare: inspirația și expirația se face în urma modificărilor de volum ale cavității toracice. Caracteristic este aici faptul că modificările de volum ale cutiei toracice se fac mai ales după diametrul longitudinal și lateral și nu după diametrul dorso-ventral, cum se întîmplă la mamifere.

La *mamifere*, mișcărilor respiratorii constau în modificările de volum ritmice ale cutiei toracice (care funcționează ca o pompă de aer cu presiune negativă), care aduc după ele modificări ale volumului plămînilor.

1) Factorii ce asigură efectuarea mișcărilor de respirație sînt: a) activitatea mușchilor respiratori (m. intercostali și diafragul, la care se mai adaugă musculatura toracică și abdominală); b) elasticitatea plămînilor, a mușchilor și a organelor abdominale; c) mecanismul pleurelor.

Mecanica ventilației pulmonare la mamifere. Rolul mușchilor respiratori. Prin contracția mușchilor intercostali externi, coastele — avînd punctul de sprijin la articulația lor vertebrală — sînt ridicate în sus și ușor răsucite lateral, datorită formei și poziției lor; tot acum capătul sternal al coastelor, împreună cu sternul, este și el ridicat în sus și spre înainte (fig. 241).

Prin ridicarea coastelor și al sternului, volumul cutiei toracice se mărește după diametrul lateral (dreapta, stînga) și după diametrul antero-posterior (dorsal-central la mamifere). Amplitudinea mișcării coastelor nu este aceeași pentru toate, ci ea este cu atît mai mare cu cît este vorba de coaste așezate mai jos; mișcarea cea mai mică o execută primele perechi de coaste, iar cea mai amplă, ultimele perechi; ca urmare, și mișcarea descrisă de baza sternului este mai amplă decît cea descrisă de vîrfurile lui. În concordanță cu mișcarea coastelor și a sternului se face și mărirea cutiei toracice. Astfel se petrec lucrurile în *inspirația normală*. În *inspirația forțată* — amplă — pe lîngă contracția mușchilor intercostali externi se mai produce și contracția celorlalți mușchi toracici.

Contracția mușchilor intercostali interni asigură coborîrea coastelor și a sternului. În timpul repausului acțiunea

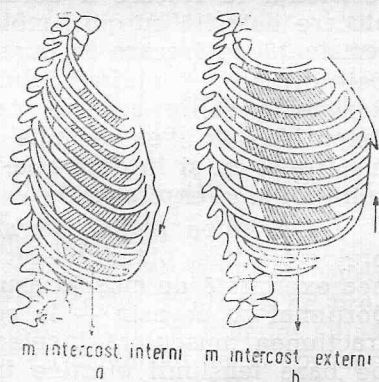


Fig. 241. Acțiunea mușchilor intercostali asupra poziției coastelor.

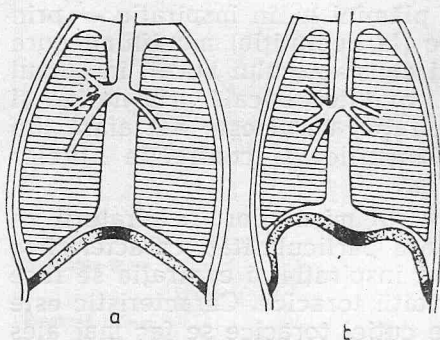


Fig. 242. Modificarea poziției diafragmului prin contracție în inspirație (a), față de repaus (b).

lor este neînsemnată. În cursul expirației forțate contracția lor este puternică, ceea ce determină o coborîre accentuată a coastelor, sub poziția lor normală și prin aceasta o mișcare accentuată a cutiei toracice.

Mușchii diafragmali în timpul contracției, în urma scurtării fibrelor sale coboară (fig. 242), apăsînd asupra organelor abdominale; din această cauză cutia toracică se mărește și după diametrul longitudinal, iar cavitatea abdominală se bombează, extinzînd musculatura din perete.

Mecanismul diafragmatic este important deoarece o coborîre cu 1—2 cm a planșeului toracic asigură o creștere cu 300 cm³ a volumului pulmonar. Aceasta se petrece în inspirație. În expirație, fibrele musculare diafragmatice fiind relaxate, organele abdominale împing diafragmul în sus ușurînd prin aceasta micșorarea cutiei toracice.

Mușchii abdominali (marele oblic, marele drept, micul oblic și transversal) sînt cei mai importanți mușchi expiratori. Participarea lor activă începe cînd ventilația pulmonară crește peste 40 l/min și se contractă energic cînd ventilația atinge 70—80 l/min sau în timpul tusei, a vomei. Prin contracția mușchilor peretelui organele abdominale fiind comprimate, împing și mai mult în sus diafragmul, realizînd astfel o micșorare și mai accentuată a cutiei toracice, după diametrul longitudinal.

Forța dezvoltată de mușchii respiratori în timpul contracției lor, este utilizată la învingerea forței de retracție elastică a plămînilor și toracelui, ca și a rezistenței la frecare a aerului și a țesuturilor. Un om care respiră de 15/min, în repaus, utilizează 12667 g/cm pentru a mări volumul plămînilor și al toracelui și numai 6426 g/cm pentru a învinge rezistența la frecare a aerului și țesuturilor. În afara rezistenței de plecare datorită curgerii moleculelor de gaz în căile aeriene, există o rezistență de frecare în cursul deplasării țesuturilor plămînilor, a cutiei toracice, a diafragmului, a conținutului și peretelui abdominal. Rezistența căilor aeriene, ca și rezistența tisulară, survin numai în timpul mișcării; ea depinde de viteza mișcării și ea intervine atît în inspirație, cît și în expirație; de asemenea, ea este nulă la sfîrșitul inspirației și al expirației.

Elasticitatea plămînilor și a cutiei toracice. Datorită prezenței fibrelor elastice, plămîinii sînt elastici. În cursul extinderii prin tracțiunea exercitată de mușchi asupra lor, tensiunea elastică se mărește proporțional cu aceasta — în condiții fiziologice. În momentul în care tracțiunea musculară încetează, plămîinii își revin la volumul inițial pe baza tensiunii elastice înmagazinate. Cu cît contracția mușchilor inspiratori este mai puternică și volumul pulmonar crescut mai mult, cu atît și tensiunea elastică este mai mare; la sfîrșitul inspirației, ten-

siunea elastică a țesutului pulmonar egalează forța de contracție a mușchilor. Trebuie să menționăm, fără a putea intra în detalii că, în elasticitatea pulmonară un rol important joacă și tensiunea superficială a peliculei de lichid ce acoperă epiteliul alveolelor, o forță deloc neglijabilă.

Peretele toracic este, de asemenea elastic; la sfârșitul expirației de repaus, tensiunea elastică toracică egalează tensiunea elastică pulmonară.

Acest lucru poate fi dovedit prin aceea că după un pneumotorax dublu, când plămînii sînt retractsți totalmente, volumul cutiei toracice se mărește cu 600 ml peste volumul de repaus; de asemenea, după deschiderea cutiei toracice plămînii se retractă golindu-se aproape complet de aer, cu mult deci sub volumul rezidual, către un volum minim.

Cele două forțe elastice — pulmonară și toracică — interacționează prin sistemul de pleure.

Mecanismul pleural. Suprafața exterioară a plămînilor fiind acoperită de pleura viscerală iar cea interioară a cutiei toracice de pleura parietală, mișcările toraxului permit și determină mișcările plămînilor și prin intermediul peliculei subțiri de lichid seros care scaldă cele două suprafețe pleurale dispuse față în față. Grație ușurinței cu care pleura viscerală alunecă translatoriu față de cea parietală, mișcarea diafragmului în jos mărește volumul tuturor lobilor plămînilor chiar dacă toracele este fixat.

Un plămîn sănătos chiar în repaus exercită o forță de retracție și tinde să se îndepărteze de peretele toracic. Aceasta face să existe în „spațiul” interpleural o presiune negativă de 4—5 cm H_2O , adică o presiune inferioară celei atmosferice; aceasta a mai fost numită și „vidul pleural.”

Valoarea presiunii negative intrapleurale crește în timpul inspirației cu atît mai mult cu cît aceasta este mai amplă și scade în expirație dar nici la sfârșitul celei mai profunde expirații ea nu dispăre. Există diferite tehnici manometrice de evidențiere și măsurare a depresiunii intrapleurale.

Cum se realizează mișcările de respirație. În *inspirație*, volumul cutiei toracice se mărește; după diametrul longitudinal, în urma contracției diafragmului; după diametrul lateral și diametrul anteroposterior în urma contracției mușchilor intercostali externi. În timpul mișcării sale, peretele cutiei toracice trage pleura parietală, iar aceasta trage pleura viscerală și ca urmare plămînii sînt dilatați — volumul lor crește; cu cît volumul cutiei toracice se mărește, cu atît și plămînii sînt dilatați mai puternic, iar volumul lor intern crește mai mult. În urma măririi volumului plămînilor, aerul din interiorul lor se rărește; prin aceasta presiunea în interior devine cu 1—4 cm H_2O mai mică decît presiunea aerului atmosferic. Din cauza acestei diferențe de presiune, aerul atmosferic intră prin căile respiratorii în plămîni, pînă se ajunge la egalizarea presiunii. În *inspirația forțată* iau parte aproape toți mușchii cutiei toracice. Contracția maximală a mușchilor inspiratori poate coborî presiunea intrapleurală cu 60—100 mmHg sub presiunea atmosferică.

În *expirație*, mușchii intercostali externi și diafragul se relaxează, volumul cutiei toracice se micșorează: organele abdominale apăsate în jos de către diafragul contractat, își revin acum, boltind din nou diafragul relaxat; coastele și sternul coboară la poziția normală (de la începutul inspirației). Atît în ridicarea diafragmului cît și la coborîrea coastelor și sternului, intervine în primul rînd tensiunea elastică a țesutului pulmonar, care a fost mult crescută în inspirație prin extinderea plămînilor, apoi mai intervine tensiunea elastică din organele abdominale apăsate de diafragul contractat, tensiunea elastică a peretelui abdominal ca și aceea din ligamentele de la articulația coastelor la coloana vertebrală dezvoltată aici în timpul ridicării și răsucirii acestora. Odată cu micșorarea cutiei toracice, se micșorează și volumul plămînilor, fapt ce determină creșterea presiunii aerului din interiorul lor cu 1—4 cm H_2O față de presiunea aerului atmosferic; din această cauză, o cantitate de aer iese din plămîni, pînă ce se ajunge la egalitatea de presiune. Cercetări mai noi au arătat că expirația nu este un act complet pasiv — cum ar reieși din cele de mai sus (act ce se produce în urma relaxării mușchilor inspiratori) — fără cheltuială de energie. Chiar și în expirația cea mai liniștită se constată o creștere ușoară a tonusului mușchilor intercostali interni — deci un consum de energie în aceștia.

În expirația forțată, volumul cutiei toracice este micșorat și mai mult în urma contracției puternice a mușchilor intercostali interni, care coboară mult coastele și sternul și în urma contracției musculaturii peretelui abdominal care, presînd organele abdominale, ridică mult diafragul. Con tracția viguroasă a mușchilor expiratori poate să producă o presiune intrapulmonară susținută, de 120 mmHg și creșteri trecătoare de pînă la 300 mmHg.

Observînd modificările de volum ale cutiei toracice și ale cavității abdominale în timpul respirației liniștite la om, se constată deosebiri în funcție de sex: la bărbați sînt mai ample mișcările abdominale decît cele costale, iar la femei este invers, se și spune că la bărbați respirația este de tip abdominal, iar la femei este de tip toraco-costal. Această diferențiere apare din primii ani după naștere (fig. 243).

Observîndu-se gradul de dilatare și de revenire a plămînilor în cursul mișcărilor respiratoare, s-a putut arăta că în respirația obișnuită — din timpul repausului — se dilată mai mult cele două treimi inferioare ale lor. Treimea superioară, cu locul de pătrundere a bronhiei și al vaselor de sînge și partea dorsală aproape că nu se dilată deloc; de asemenea, în respirația liniștită, se dilată puțin și vîrfurile plămînilor.

Cercetările de histofiziologie, făcute asupra epiteliului respirator pulmonar, la șoareci, au arătat că în respirația liniștită nu toate alveolele sînt funcționale, ci numai o parte a lor. În timpul unei activități musculare intense, cînd crește intensitatea ventilației pulmonare, aproape toate alveolele se deschid, devin funcționale. La fel se întîmplă și atunci cînd organismul trebuie să respire în aer rarefiat.

Parametrii ventilației pulmonare. *Frecvența mișcărilor respiratoare.* Înscrierea pneumogramelor (fig. 244), în condiții tehnice adecvate, per-

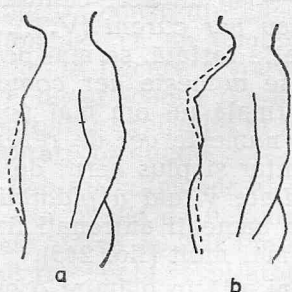


Fig. 243. Respirația predominant abdominală (a) sau predominant toracică (b).

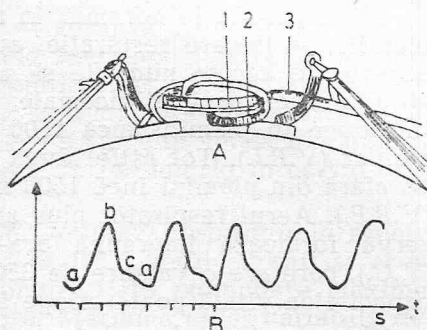


Fig. 244. Pneumograma :
ab — inspirația; bca — expirația; t — timpul
în secunde.

mite să se poată urmări succesiunea celor două faze ale mișcărilor respiratorii, raporturile lor în timp, felul evoluției și frecvența lor.

Trebuie să remarcăm că la crocodilieni există o pauză în expirație, scurtă, iar după un număr de respirații există tot în expirație o pauză mai lungă. O anumită periodicitate se poate observa și la batracieni. La mamifere, inspirația este întotdeauna mai scurtă și mai rapidă decât expirația; în desfășurarea expirației există o primă perioadă mai scurtă și mai bruscă de eliminare a aerului din plămâni, după care urmează o perioadă lentă, în cursul căreia se mai elimină — însă foarte încet — aer; la prima vedere aceasta apare ca o pauză la sfârșitul expirației. În timpul cititului și râsului, la om, forma pneumogramei se modifică mult și caracteristic.

Frecvența mișcărilor respiratorii este diferită, la diferitele specii animale și ea este invers proporțională cu talia:

La cal, în medie sînt 10 resp/min; la om 16; cîine 22; iepure 50; șoarece 150.

Ierbivorele au o respirație cu o frecvență mai mare decât carnivorele: la greutate egală, o pisică respiră de 20 ori/min, iar un iepure de 50 ori/min.

La păsări, frecvența respiratorie este de asemenea strîns legată de talie: un cocoș respiră de 12 ori/min, un rățoi de 18, un porumbel de 30 și o vrabie de 100 ori/min.

În cadrul aceleiași specii, frecvența mișcărilor respiratorii depinde de vîrstă: un nou-născut are 45—46 respirații/min, după un an 26—32, adultul, 16—20/min (bărbații 16—18, iar femeile 18—20).

Efortul muscular accelerează frecvența mișcărilor respiratorii; de asemenea, emoțiile puternice.

La poikiloterme, frecvența respirațiilor este strîns legată de temperatura mediului înconjurător și de starea de repaus sau activitate a organismului considerat.

Debitul pulmonar și capacitățile respiratoare. Cu ajutorul spirometrelor se poate măsura cantitatea de aer introdusă și eliminată din plămîni la fiecare respirație — după tehnica arătată la lucrările practice.

Într-o respirație normală, în repaus, un om introduce și dă afară din plămîni, la fiecare respirație, aproximativ 400—550 ml aer; cantitatea aceasta de aer se numește și *aer respirator* sau *aer curent* (V.T.). La sfîrșitul unei inspirații normale, printr-o inspirație forțată, se mai poate introduce în plămîni încă 1500 ml aer, care se numește *aer complementar* (V.R.I.). Tot astfel după o expirație normală un om mai poate da afară din plămîni încă 1500 ml aer, care se numește *aer de rezervă* (V.R.E.). Aerul respirator plus aerul complementar și plus aerul de rezervă formează împreună așa-numita *capacitate vitală a plămînilor* (V.C.), care are o valoare de 3500—4500 ml; la oamenii antrenați fizic, capacitatea vitală poate atinge 5500 ml aer și mai mult (fig. 245).

Chiar la sfîrșitul unei expirații forțate se mai află în plămîni o cantitate de aer, de aproximativ 1500—1800 ml aer, care s-a numit *aer rezidual* (R.V.).

Existența aerului rezidual ne arată că chiar la sfîrșitul unei expirații forțate, plămîinii mai rămîn dilatați la un anumit grad. Aerul rezidual poate fi eliminat total din plămîni numai în urma deschiderii cutiei toracice, sau parțial prin pneumotorax.

Aerul rezidual împreună cu capacitatea vitală formează *capacitatea totală a plămînilor* (C.P.T.; fig. 245).

Între ventilația totală și ventilația alveolară este o diferență ce reprezintă spațiul mort anatomic — este vorba de aerul care umple căile aeriene conducătoare (nas, gură, faringe, laringe, trahee, bronhii și bronhiole), la nivelul cărora nu se face schimbul de gaze; valoarea lui medie, la om, este de 150 ml.

La sfîrșitul unei expirații normale, calea aeriană conducătoare este umplută cu gaz alveolar care are o P_{O_2} de 100 și nu de 149 mmHg (cît este în aerul liber). Să admitem că volumul său este de 150 ml și că volumul inspirației următoare (aerul curent) este de 450 ml. Alveolele primesc 450 ml dar compoziția acestui aer se deosebește de aceea a aerului care a intrat prin nas și prin gură. Alveolele primesc mai întîi 150 ml de gaz din căile aeriene conducătoare, care este gaz alveolar, apoi ele mai

primesc 300 ml de aer liber.

Este evident că volumul spațiului mort și volumul curent sînt factori importanți, în determinarea ventilației pulmonare. Dacă volumul curent este de 1000 ml și dacă spațiul mort

anatomic este 150 ml, $\frac{850}{1000}$,

adică 85% din gazul ce pătrunde în alveole este aer liber. Dacă volumul curent este 200 ml și spațiul mort este

150 ml, numai $\frac{50}{200}$, adică

25% din gazul ce pătrunde în alveole este liber.

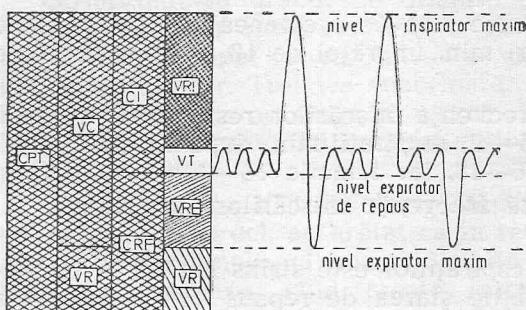


Fig. 245. Capacitățile respiratoare:

VT — aer respirator; VRI — complementar; VRE — de rezervă; VR — volumul rezidual; VI — capacitatea inspirației forțate; CRF — expirație forțată; VC — vitală; CPT — pulmonară totală.

De asemenea trebuie să mai subliniem că aerul ce mai rămîne în plămîni la sfîrșitul expirației de repaus — aerul de rezervă și aerul rezidual — constituie *capacitatea reziduală funcțională* (C.R.F.); aceasta acționează ca un tampon împotriva modificărilor externe ale PO_2 alveolar la fiecare respirație. Dacă nu ar fi C.R.F. presiunea oxigenului alveolar ar scădea și s-ar apropia de aceea a sîngelui venos în capilare, la sfîrșitul expirației și s-ar ridica aproape la 149 mmHg în cursul unei inspirații profunde.

Debitul pulmonar al omului sau *minut-volumul respirator* în repaus este în medie de 9 l/min (18 respir/min $\times$ 0,5 l aerul curent) și el se poate ridica la 200 l/min în cursul unei ventilații pulmonare maxime, cînd frecvența respiratoare atinge 70/min. Mărirea ca și variațiile debitului pulmonar sînt dependente însă de o serie de factori — vîrsta, sex, grad de antrenament la efort fizic etc.

Măsurarea capacităților respiratorii și mai ales a capacității vitale, a plămînilor, are mare importanță pentru stabilirea caracteristicilor fiziologice ale organismului uman, sau ale celui animal, necesare în diferitele forme ale activității lui — mai ales în muncile intense și de durată.

Travaliul pulmonar și consumul energetic. Travaliul furnizat de către mușchii respiratori în cursul mișcării plămînilor și a cutiei toracice, la omul în repaus este după calcule destul de precise, egal cu 0,5 kg/m/min. Valoarea lui atinge un maximum de aproximativ 250 kg/m/min în cursul unei ventilații pulmonare foarte mult mărită, în jur de 200 l/min; deci o creștere de 500 de ori.

Randamentul mecanic al mușchilor respiratori este scoborît: 5—10%.

Ținîndu-se cont de faptul că în decursul a 24 de ore consumul energetic respirator este de 150—200 kcal, înseamnă că sistemului respirator îi revine 1% din cheltuiala energetică de bază, în repaus; în ventilația maximală ea crește la 25—30%.

Particularitățile ventilației pulmonare a păsărilor. Respirația păsărilor este tot pulmonară ca și a reptilelor și mamiferelor. Ea prezintă însă unele particularități legate de structura plămînilor acestora. Trăsătura esențială, caracteristică plămîinului păsărilor, este faptul că unitatea lui funcțională nu mai este alveola pulmonară ca la celelalte vertebrate cu respirație pulmonară, ci este capilarul aerian pulmonar.

Rețeaua de capilare aeriene este dublată de o rețea tot atît de bogată și de fină de capilare sanguine, la nivelul cărora se face schimbul de gaze. Mulți autori consideră chiar că cele mai fine capilare aeriene pulmonare nu ar mai avea un perete propriu, ci ele ar fi delimitate doar de peretele capilarelor sanguine, un perete endotelial special, foarte subțire, care ar îndeplini același rol ca și epiteliul alveolar de la mamifere.

Al doilea element caracteristic aparatului respirator al păsărilor este prezența sacilor arieri (fig. 246), legați de plămîni. Sacii arieri apar pentru prima dată la reptile, dar ating dezvoltarea maximă la păsări. Sacii arieri rezultă din dilatarea capătului terminal fie al mezobronhiilor principale (sacii abdominali) fie al bronhiilor secundare (celelalte 4 perechi de saci arieri).

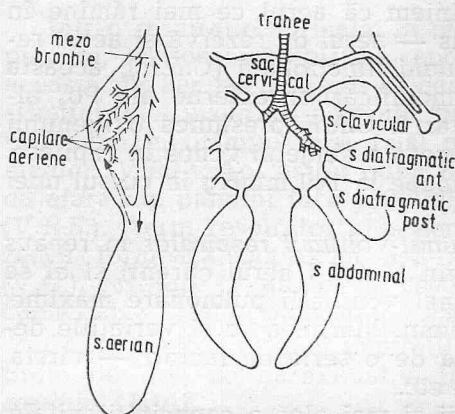


Fig. 246. Plămînul păsărilor și funcționarea lui (după N. Șanta și P. Jitaru).

La multe păsări, ramificații ale sacilor aerieni pătrund și în interiorul oaselor; în oasele extremităților, în stern, în coaste, în vertebre etc.; ele ating dezvoltarea maximă la păsările zburătoare: pelican, albatros, barză, precum și la păsările scufundătoare — în sternul lebedei.

Din punct de vedere funcțional, plămîinii păsărilor se caracterizează prin faptul că în capilarele aeriene nu există un aer rezidual, așa cum se întîlnește în alveolele plămînilor mamiferelor; la păsări, plămîinii se ventilează neconținut cu aer proaspăt, bogat în oxigen și sărac în bi-oxid de carbon, fapt ce asigură un intens schimb de gaze. Acest fapt

ne dă posibilitatea să înțelegem și de ce, la talie egală, frecvența mișcărilor respiratorii ale păsărilor este mai mică decît la mamifere, cu toate că intensitatea proceselor de metabolism este cel puțin egală cu a acestora.

Aerul intră din trahee în bronhii și apoi prin mezobronhie și bronhiile secundare, direct în sacii aerieni, din care revine în pulmon prin bronhiile recurente (sau sacobronhii), care se ramifică foarte mult și se pun în legătură cu ramificațiile bronhiilor secundare, alcătuiind o anastomoză de capilare aeriene, dublată de una de capilare sanguine.

Sacii aerieni au o vascularizație foarte slabă; astfel nu pot juca rol de pulmon (cu schimb de gaze). Ei asigură ventilația continuă a pulmonului. Pulmonul păsărilor nu poate avea variații mari de volum, din cauză că la acestea coastele sînt fixate și brăzdează destul de adînc țesutul pulmonar; apoi, pulmonul este legat de pereții toracelui prin numeroase aderențe puternice.

Cînd sacii aerieni se dilată, ei aspiră aer de la exterior, iar cînd se turtesc, ei împing aerul prin bronhiile recurente în pulmon. Astfel că pulmonul este străbătut de un curent de aer atît în inspirație, cît și în expirație.

Dilatarea și turtirea sacilor aerieni este datorită musculaturii corpului. În timpul zborului, cînd cușca toracică este fixă, din cauza activității mușchilor pectorali ai aripilor, ventilația pulmonară este asigurată numai de către sacii aerieni.

Sacii aerieni mai au rol și în reglarea termică. Ei se umplu cu aer rece și elimină la exterior aer cald, căci excesul de căldură nu poate fi eliminat prin piele, din cauza penelor, care sînt izolatoare. Căldura este luată de aerul sacilor pulmonari și astfel eliminată la exterior. Din acest motiv, păsările stau cu gura deschisă și respiră foarte activ în timpul căldurilor mari. Ele elimină astfel excesul de căldură.

La păsările cîntătoare sacul interclavicular are un mare diverticul sub stern, care servește ca un cimpoi în timpul cîntului, furnizînd aer si-rinxului.

Respirația mamiferelor scufundătoare. Mamiferele pinipede, sirenide și cetacee își duc viața normală în apă. Respirația lor însă este tot pulmonară ca la celelalte mamifere terestre.

Pe lîngă modificările adaptative ale corpului, ca urmare a vieții în mediul acvatic, ele au suferit și modificări însemnate ale funcției respiratorii, modificări care le dau posibilitatea să se scufunde și să-și caute hrana timp destul de îndelungat sub apă:

— castorul (*Physeter macrocephalus*) poate rămîne sub apă 80—150 min; — balena albastră (*Rachianectus glaucus*) pînă la 30 min; — balena de Groenlanda (*Baloena mysticetus*) 20 min; — delfinul Tursiops 15 min; — delfinul obișnuit 10—15 minute.

La mamiferele acvatice capacitatea cutiei toracice s-a mărit; în același timp, aceasta a devenit mult mai mobilă prin dezvoltarea puternică a mușchilor respiratori și prin reducerea numărului de coaste; numărul aveolelor pulmonare (și deci suprafața respiratoare a plămînilor) a crescut cam de trei ori; bronhiiolele au sfinctere care pot opri pentru timp îndelungat ieșirea aerului din infundibulii pulmonari. Orificiile nazale se pot închide în timpul scufundării.

S-au produs modificări și în funcția circulatorie: pe traiectul arterelor subdiafragmatice există plexuri în care se poate înmagazina sîngele arterial, iar pe traiectul venelor sînt sinusuri venoase în care se adună sîngele venos; sîngele poate fixa o cantitate mai mare de O_2 (32 ml O_2 la 100 ml sînge față de 18—20 ml O_2 la 100 ml sînge de mamifer terestru) și o poate ceda mai ușor.

Centrii nervoși și în special centrii respiratori sînt mai puțin sensibili la cantitățile crescute de CO_2 din sînge, decît la mamiferele terestre.

Se constată de asemenea și realizarea unui ritm respirator caracteristic.

Înainte de scufundare, balena execută cîteva mișcări de respirație profunde, prin care tot aerul din plămîni se împrespătează și întreaga masă de sînge se oxigenează. În momentul scufundării, respirația este oprită în inspirație, sfincterele bronhiiolelor se închid; la fel se închid și orificiile nazale. În timpul submersiunii, sîngele oxigenat din plexurile arteriale trece în circulație, iar în sinusurile venoase se adună sîngele încărcat cu CO_2 ; de asemenea treptat se consumă și O_2 din aerul alveolar, iar în aceasta se adună CO_2 . În momentul în care concentrația de CO_2 în sînge și în aerul alveolar atinge o anumită valoare, mișcările de înot ale scufundătorului sînt încetinite și corpul lui iese la suprafață; în acest moment, se declanșează, în mod reflex, o serie de mișcări respiratorii simultan cu deschiderea orificiilor nazale și a sfincterelor bronhiiolelor, asigurîndu-se primenirea aerului alveolar și a sîngelui; după aceasta urmează iarăși o perioadă de scufundare.

7.2. TRANSPORTUL GAZELOR. FUNCȚIA RESPIRATOARE A SINGELUI

Factorii care determină schimbul de gaze la nivelul aparatului respirator. Trecerea O_2 -ului din mediul extern în sânge și ieșirea CO_2 -ului din sânge în mediul extern, la nivelul aparatului respirator, are la bază un proces de difuziune, condiționat de tensiunea diferită a celor două gaze de o parte și de alta a epitelului respirator. Difuziunea aceasta este posibilă datorită structurii speciale a epitelilor respiratoare și bogatei lor vascularizații. La om, suprafața epitelului respirator alveolar este de 70—80 m^2 și aproape aceeași suprafață totală o au și capilarele sanguine din peretele alveolar. Se poate spune că la nivelul epitelului pulmonar, sângele se revarsă într-un strat cu suprafața de 70—80 m^2 și grosimea de 0,08—0,1 microni. Deși viteza de difuziune a gazelor este mică, totuși suprafața enormă de contact asigură schimbul normal între cele două medii în contact (fig. 247). Dacă se măsoară presiunea celor două gaze (O_2 și CO_2) se obțin datele din tabelul 13.

Tabelul 13

Tensiunea gazelor respiratoare în mediile între care se face schimbul lor

Gazul	Aerul atmosferic	Aerul alveolar	Sîngele arterial	Sîngele venos	Țesuturi
O_2	158 mmHg	107—100 mmHg	95—100 mmHg	37 mmHg	20—40 mmHg
CO_2	0,3 mmHg	40—43 mmHg	40 mmHg	46 mmHg	45—60 mmHg

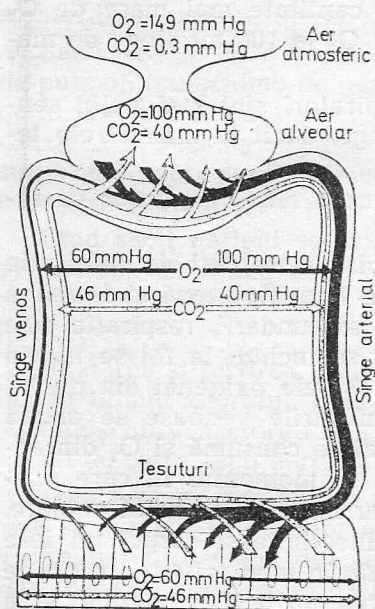


Fig. 247. Mecanismul schimbului de gaze la plămâni și țesuturi.

Integrînd informațiile furnizate de tabel cu cele ale figurii, se poate face o analiză a sensului schimbului pentru oxigen și bioxid de carbon.

Creșterea sau scăderea peste anumite limite a cantității de CO_2 sau de O_2 în sânge determină în mod reflex intensificarea sau inhibarea ventilației pulmonare. Aceasta ne arată că în organismul animal și uman există mecanisme care fac posibilă adaptarea intensității schimbului de gaze (O_2 și CO_2) la nevoile metabolismului țesuturilor. Într-o activitate musculară crescută de exemplu, consumul de O_2 și producerea CO_2 în organism este foarte mult mărită; în concordanță cu acesta crește și ventilația pulmonară și intensitatea schimbului de gaze.

Mărimea schimbului de gaze. Măsurarea schimbului de gaze la om și la animale se face determinînd cantitatea de O_2 introdus și cantitatea de CO_2 eliminat. Tehnicile sînt multiple și au la bază principii diferite de realizare:

metoda camerelor respiratoare cu un curent de aer continuu. Aceasta este o metodă care se pretează la determinări de durată lungă. Omul sau animalul în timpul experienței este așezat într-o cameră traversată de un curent continuu de aer, în care se dozează O_2 și CO_2 înainte de intrarea în cameră și după ce a trecut prin cameră;

metoda probelor este utilizată curent astăzi în determinarea metabolismului bazal. Omul sau animalul asupra căruia se experimentează respiră în aer liber, prin intermediul unei canule speciale bucale, nările fiind bine închise, sau prin intermediul unei măști etanșe, care astupă gura și nasul. Datorită unui dispozitiv cu supape, aerul inspirat este alungat într-un sac sau într-un gazometru (spirometru). Se iau probe, exact măsurate, de aer inspirat și de aer expirat și în acestea se determină contracția O_2 -ului și CO_2 -ului. Totodată, cu ajutorul unui contor de gaz sau cu ajutorul spirometrului, se determină exact volumul de aer care trece prin plămâni într-un timp dat (15 minute pînă la o oră). Apoi se calculează intensitatea schimbului gazos;

pentru animalele acvatice se măsoară cantitatea de O_2 consumat într-un anumit timp, prin dozarea O_2 -ului înainte și după ce animalul a respirat într-un volum de apă un anumit timp; sau prin dozarea O_2 -ului din apa care intră și care iese dintr-o cameră închisă în care se află animalul acvatic.

Rezultate. La om, analizele au arătat că aerul expirat conține în medie cu 4—5% O_2 în minus și cu 4% CO_2 în plus față de aerul inspirat. Deoarece la fiecare mișcare respiratoare intră și ies din plămâni 500 ml aer, înseamnă că la fiecare respirație sînt luați 20—25 ml O_2 și sînt expulzați 20 ml CO_2 . Pentru ritmul respirator normal, de 16 respirații într-un minut, revin 320—400 ml O_2 și 320 ml în fiecare minut, adică 19—24 litri de O_2 și 19 litri de CO_2 într-o oră sau 456—576 litri O_2 și 456 litri CO_2 în 24 de ore.

Măsurătorile făcute la animale au dat rezultatele cuprinse în tabelul 14.

După cum se vede din aceste date, intensitatea schimburilor gazoase la homeoterme este cu mult mai mare decît la poikiloterme. Apoi

Tabelul 14

Mărimea consumului de oxigen la unele animale

Specia la care s-a făcut determinarea	O_2 consumat ml/min la 0° și 760 mm Hg	Animalul la care s-a făcut determinarea	O_2 consumat ml/min la 0° și 760 mmHg
om	300	șopirlă	134
iepure	687	<i>Anguilla vulgaris</i>	48
ciine	900	<i>Raja</i>	47
vacă, porc, oaie	300—350	crab (<i>Carcinus</i>)	107
cobai	1110	rac (<i>Potamobius</i>)	38
găină	750—1000	cărăbuș	700
păsări cîntătoare	9000—10000	sepie	13,5
vrabie	6710	rimă	70,8
marmotă în hibernare	30	lipitoare	22
broască de apă	44—74	stea de mare	32

la talie egală, schimburile gazoase la păsări sînt mai intense decît la mamifere și cum vom vedea mai tîrziu și temperatura internă a păsărilor este mai ridicată decît a mamiferelor. În cadrul clasei mamiferelor (și al păsărilor luate separat), se mai observă că intensitatea schimburilor este mai mare la animale cu talia mai mică. Relația aceasta se va înțelege mai bine după studiul respirației țesuturilor și al proceselor de metabolism energetic.

Funcția respiratoare a sîngelui. Prin funcția respiratoare a sîngelui înțelegem capacitatea lui de a fixa și a transporta O_2 de la nivelul epiteliului respirator — pulmonar, branhial — la nivelul celulelor țesuturilor și CO_2 de la țesuturi la epiteliul respirator.

Funcția respiratoare a sîngelui apare odată cu apariția acestuia sub forma sa primitivă de hidrolimfă, la spongieri, celenterate, echinoderme și devine din ce în ce mai complexă cu cît înaintăm în seria animală.

Considerînd regnul animal în întregime, putem spune că această funcție se realizează datorită existenței unor substanțe — *pigmenții respiratori* — care au o proprietate comună foarte importantă: pot fixa cu ușurință O_2 -ul dînd combinații labile, a căror stabilitate depinde de tensiunea celor două gaze la nivelul aparatului respirator sau la nivelul țesuturilor. Datorită acestei proprietăți, pigmenții respiratori se pot încărca cu O_2 la nivelul aparatului respirator, unde tensiunea acestui gaz este mai ridicată decît în sînge și-l pot ceda țesuturilor, unde tensiunea lui este mai coborîtă decît în sînge. La fel și pentru CO_2 , a cărui tensiune este mai mare la nivelul țesuturilor și mai mică la nivelul aparatului respirator.

Pigmenții respiratori în seria animală. Pigmenții respiratori întîlniți în sîngele nevertebratelor sînt: *hemoglobina*, *hemocianina*, *hemeritrina* și *clorocruorina*; în sîngele vertebratelor există un singur pigment respirator: hemoglobina.

Există însă grupe de animale, între nevertebrate, la care nu este prezent un singur pigment respirator. La unele dintre ele întîlnim forma cea mai primitivă de luare a oxigenului din mediul înconjurător: printr-o simplă difuziune, oxigenul trece din hidrolimfă (la celenterate, spongieri, echinoderme), sau din hemolimfă (viermi, moluște și cordalele inferioare), direct la celulele țesuturilor, fără să mai fie fixat de către un pigment respirator.

La altele (cum sînt insectele, miriapodele și unele arahnide) întîlnim o a doua modalitate de luare a oxigenului, fără intervenția unui pigment respirator; la acestea există un sistem traheal foarte dezvoltat, prin mijlocirea căruia — tot printr-un fenomen de difuziune prin aer — O_2 ajunge direct la țesuturi.

Dacă se face o statistică în întreg regnul animal (cu aproximativ un milion de specii) se constată că la 77,9% dintre acestea modalitatea de luare a O_2 este aceea prin sistemul traheal; 14,3% prin pigmenți respiratori și 7,8% prin difuziune directă.

Pe grupe de animale și număr de specii, apartenența la cele trei tipuri este cea din tabelul 15.

Modul de luare al oxigenului din mediul extern

Grupa de animale	Modul de aprovizionare cu O_2		
	Prin difuziune nr. de specii	Prin trahee nr. de specii	Prin pigmenți respiratori nr. de specii
protozoare	15 000	—	—
spongieri	5 000	—	—
celenterate	10 000	—	—
viermi	5 000	—	20 000
crustacei	7 000	—	18 000
arahnide	11 000	19 000	10 000
miriapode	—	10 000	—
insecte	—	750 000	—
moluște	30 300	—	58 000
echinoderme	3 300	—	1 400
cordate infer.	1 700	—	—
vertebrate	—	—	35 600
Total nr. specii	78 000	779 000	143 000
Total experiment în procente	7,8%	77,9%	14,3%

Particularități ale pigmentilor respiratori. În afara particularităților care reies din tabel trebuie să mai adăugăm spectrul de absorbție caracteristic fiecăruia, ca și apariția succesivă în filogeneză: cel mai vechi pigment respirator sanguin este hemoglobina, care se întâlnește la formele cele mai vechi de animale; urmează, în ordinea apariției, hemeritrina, hemocianina, iar pigmentul respirator cel mai nou este clorocruorina.

Pentru a evidenția participarea pigmentilor respiratori la transportul sanguin al oxigenului ne referim la figura 248, care este suficient de semnificativă:

Oxigenul fixat de hemocianină, sub forma de oxihemocianină, este în cantitate mult mai mare decât cel solvat în plasmă. În medii de viață cu o tensiune de O_2 coborâtă — de pînă la 40 mmHg — oxigenul fixat de hemocianină se găsește în cantitate mult mai mare decât cel ce poate fi solvat în plasmă.

Faptul acesta are o importanță enormă pentru viața animalelor care sînt nevoite să trăiască — chiar și numai temporar — într-un mediu sărac în O_2 . Fără prezența hemocianinei, în astfel de condiții, singele lor nu ar putea să asigure țesuturilor cantitatea de O_2 necesară, pentru că în plasma lui nu se solvă decât o cantitate foarte mică de O_2 .

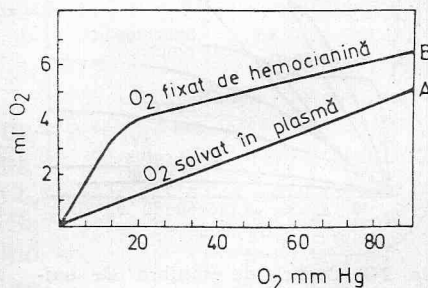


Fig. 248. Capacitatea de fixare a oxigenului de către hemolimfa fără hemocianină (jos) și cu hemocianină (sus).

Hemoglobina. Capacitatea de încărcare cu O_2 a hemoglobinei, *puterea ei oxiforică*, este mult mai mare decât a celorlalți pigmenți respiratori și ea depinde de specia analizată, iar la aceeași specie, de tensiunea O_2 -ului în aerul respirator, de temperatură și de pH-ul mediului intern (fig. 249).

Încărcarea cu oxigen a hemoglobinei, proporția de oxihemoglobină, ca și descărcarea acesteia, este dependentă de tensiunea gazului în mediu. Curba este caracteristică și ea a fost analizată la biochimie. Reamintim aici (fig. 250) acțiunea CO_2 -ului (efectul Bohr) și a temperaturii asupra acestui fenomen.

Ținând seama de faptul că fiecare gram de hemoglobină fixează 1,34 ml de oxigen, înseamnă că cele 14—16 g de hemoglobină, cât este normal în 100 ml sînge de om, pot fixa o cantitate de oxigen de 14—16 ori 1,34, adică 18,76—21,55 ml oxigen, atunci cînd toată hemoglobina trece în oxihemoglobină. În lipsa hemoglobinei, în 100 ml plasmă se pot solva doar 0,3 ml oxigen.

Cît oxigen este în tot sîngele?

sînge arterial: 2500 ml conțin 500 ml O_2

sînge venos: 2500 ml conțin 350 ml O_2

cant. totală: 5000 ml sînge conțin 850 ml oxigen

Consumul de oxigen fiind de 200—300 ml/min la omul în repaus, înseamnă că cei 850 ml oxigen pot acoperi nevoile organismului pe timp de circa 3 minute.

În orice creștere a cantității de hemoglobină — atunci cînd numărul eritrocitelor crește — crește și cantitatea de oxigen din sînge. Așa se întîmplă la oamenii antrenati fizic și la animalele domestice de muncă grea.

De asemenea, trecerea CO_2 din țesuturi în sînge și din sînge la exterior este influențată de prezența oxigenului în oxihemoglobină.

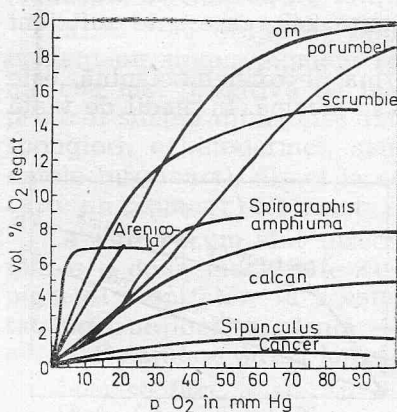


Fig. 249. Curbele de echilibru ale oxigenului la diferite specii.

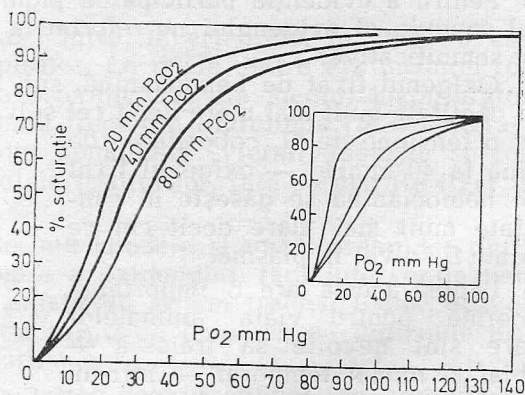


Fig. 250. Schema cea mare indică efectele CO_2 asupra curbei de disociere a oxihemoglobinei umane la $38^\circ C$. Figura mică arată efectele temperaturii, pentru sîngele uman, în care P_{CO_2} este de 40 mmHg în fiecare caz.

Transportul gazelor. Pentru oxigen, sângele are o singură posibilitate de transport: fixat de către hemoglobină; cantitatea de oxigen solvat în plasmă este atât de mică încît, din punctul de vedere al transportului este ca și inexistentă; ea se menține în permanență constantă. Această cantitate de 0,3 ml $O_2\%$ este însă foarte importantă în toate fenomenele de schimb de oxigen. Cînd, din cauza diferenței de tensiune, oxigenul din plasmă trece la țesuturi, în locul lui vine o cantitate egală din globulele roșii și concentrația lui se menține neschimbată. Cînd, la nivelul aparatului respirator oxigenul difuzează din aerul alveolar în sângele venos (pe care-l transformă în sînge arterial), surplusul ce întrece concentrația de 0,3 ml $O_2\%$ difuzează în interiorul globulelor roșii. Cantitatea de 0,3 ml $O_2\%$ în plasmă, este deci o constantă de cea mai mare însemnătate pentru schimbul de gaze între sînge și țesuturi, sau între sînge și mediul ambiant.

Pentru bioxidul de carbon, care se găsește a) dizolvat și b) combinat, posibilitățile de transport sînt multiple: sub forma de carbohemoglobină — fixat de grupările amidice ale hemoglobinei; sub forma de bicarbonat de Na în plasma sîngelui sau bicarbonat de K în globulele roșii; solvat în plasma sîngelui.

Cantitatea de CO_2 din sînge este în funcție de tensiunea gazului; îmbogățirea sîngelui în CO_2 la nivelul capilarelor în țesuturi se face simultan cu trecerea HbO în Hb , adică simultan cu trecerea O_2 -ului în țesuturi și invers, scăderea cantității de CO_2 la nivelul epiteliilor respiratoare se face simultan cu îmbogățirea sîngelui în O_2 adică cu trecerea Hb în HbO . Cele două fenomene nu se petrec independent unul față de celălalt, ci ele sînt într-o strînsă legătură; mai mult, se influențează și se condiționează unul pe celălalt (fig. 251).

Hb și HbO funcționează ca doi acizi slabi. Ca acid $HHbO$ este mai puternic decît H_2CO_3 și acesta mai puternic decît HHb ca acid. Atît HHb , cît și $HHbO$, formează în interiorul globulei roșii combinații cu K de tipul KHb și $KHbO$.

La nivelul țesuturilor, pierzînd O_2 , $KHbO$ se transformă în KHb ; dar cum pătrunde din plasmă în eritrocite H_2CO_3 , care fiind acid mai puternic decît HHb , îi substituie aceștia K-ul formînd KCO_3H ; la țesuturi: $KHb + HCO_3H = HHb + KCO_3H$.

La nivelul epiteliilor respiratoare (pulmoni, branhii), prin încărcarea cu O_2 ,

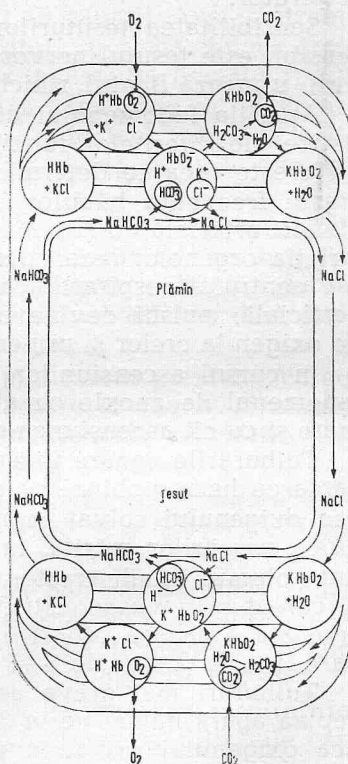


Fig. 251. Mecanismele biochimice ale transportului O_2 și CO_2 (după W. Rüdiger).

HbH trece în HHbO care, fiind mai puternic ca acid, scoate KH din KCO_3H dînd KHbO și HCO_3H ;

La pulmoni: $\text{KCO}_3\text{H} + \text{HbO} = \text{KHbO} + \text{HCO}_3\text{H}$

Acidul carbonic care se formează este descompus în CO_2 și H_2O ; CO_2 difuzează în plasmă și de aici la exterior, din cauza diferenței de tensiune.

Mai ales ultima din cele două reacții de mai sus se face extraordinar de repede; desfacerea H_2CO_3 în cele două componente ale sale se face foarte încet „in vitro”; în organism, desfacerea aceasta se face foarte repede datorită prezenței, în cantitate mare în toate țesuturile și mai ales în epiteliile respiratorii pulmonare, a unei *anhidraze carbonice* sau *carboanhidrază*.

Anoxia și asfixia. *Anoxia și modificările produse de respirația la înălțime.* Se întîmplă uneori ca la țesuturi să nu ajungă oxigen în cantitate suficientă, cu toate că nu sînt închise căile aeriene respiratoare, din mai multe cauze: tensiunea scăzută a oxigenului în aerul respirator, leziuni ale țesutului pulmonar, lipsa de globule roșii sau de hemoglobină în cantitate suficientă, incapacitatea țesuturilor de a utiliza oxigenul (intoxicații cu acid cianhidric) tulburarea activității centrului respirator.

Sensibilitatea țesuturilor la lipsa oxigenului este diferită: cel mai sensibil este țesutul nervos și anume regiunile lui superioare și receptorii; urmează ficatul, rinichii și mușchiul cardiac.

Apariția fenomenului de anoxie este însoțită de tulburări caracteristice ale diferitelor funcții. La început, activitatea centrului respirator crește ceea ce determină o ventilație mai puternică; de asemenea, crește frecvența bătăilor inimii, crește minut-volumul inimii și presiunea arterială; masa sîngelui circulant crește și ea prin vasoconstricția organelor rezervoare. Într-o fază mai înaintată, urmează slăbirea centrului respirator care duce la respirația periodică și apoi superficială; pulsul devine neregulat, presiunea coboară, scade aportul de oxigen la creier și urmează pierderea cunoștinței.

În cursul ascensiunilor în munți, în cazul aviatorilor, se manifestă fenomenul de anoxie cu atît mai puternic cu cît altitudinea este mai mare și cu cît ascensiunea este făcută mai rapid.

Tulburările ușoare încep chiar de la 1500—2000 m, cu toate că încărcarea hemoglobinei cu oxigen se face 90%; dar acum scade tensiunea oxigenului solvat în plasmă; respirația este dinamizată, amplitudinea mișcărilor mărită, la fel și frecvența; pulsul este accelerat; minut-volumul inimii crește; într-o mică măsură, crește și masa sîngelui circulant prin vasoconstricție în splină; se intensifică eritropoeza; se constată o ușoară coborîre a sensibilității organelor de simț, care dispare însă în decurs de 2—3 zile.

Tulburări mai grave asemănătoare aceloră descrise la anoxie încep să apară numai de la 3500—4500 m în sus; scade nu numai tensiunea oxigenului solvat în plasmă, ci și cantitatea de oxigen fixat de hemoglobină, din cauza scăderii tensiunii lui în aerul atmosferic.

Cînd ascensiunea este lentă și neobositoare (fără prea mari greutateați în spate), anoxia se manifestă prin oboseală, apatie, somnolență,

tremurături ale degetelor, cefalee, dispnee și tahicardie, adeseori greață și hemoragii nazale; cu un cuvînt, se manifestă așa-numita „boală de altitudine”. Aceasta se poate manifesta și în cursul unei ascensiuni la 2000 m, făcută de o persoană neantrenată, slăbită fiziceste și după un efort intelectual de lungă durată (după o perioadă de examene grele) și cu o raniță grea.

Cînd ascensiunea la 3500—4500 m este rapidă, atunci modificările de mai sus se dezvoltă rapid și le urmează o stare de euforie, apoi tulburarea și pierderea cunoștinței.

Limita altitudinii suportabile, într-o ascensiune lentă, depinde de particularitățile funcționale individuale, de starea de oboseală și de antrenament. Pînă la 3000—4000 m nu apar tulburări prea grave; la 4500—6000 m apar tulburări în activitatea nervoasă superioară, în reglarea respirației și a circulației; la 6000—7000 m tulburările sînt grave, iar pentru cei neantrenați sînt mortale; la 7000—8000 m tulburările sînt mortale pentru majoritatea oamenilor; 8500—9000 m este altitudinea limită peste care oamenii nu se pot ridica decît cu dispozitive speciale de aprovizionare cu oxigen; peste 11500—12000 m trebuie respirat oxigen pur, sub presiune.

Atît organismul animal cît și cel uman are însă posibilități mari de aclimatizare; numai așa putem înțelege cum în Munții Anzi sînt sate întregi la înălțimea de 5000 m ai căror locuitori lucrează munci grele (în mine) la 5000—5300 m. Acești oameni au mai multe hematii (peste 7000000/mm³ de sînge); hemoglobina lor are o capacitate de încărcare cu oxigen mai mare; volumul cutiei toracice este mai mare, datorită faptului că la ei coastele au o poziție mai puțin oblică decît, la oamenii de la șes.

Fenomenul de asfixie. În urma închiderii accidentale sau artificiale a căilor aeriene respiratoare, în urma opririi ventilației de aer, din cauza încetării aportului de oxigen și a imposibilității eliminării bioxidului de carbon se produce fenomenul accidental de asfixie, care duce la moartea organismului.

În instalarea stării de asfixie deosebim mai multe perioade caracterizate prin modificări în activitatea circulatorie și cea respiratoare:

1) prima perioadă este caracterizată prin cianoză, respirație dispneică, accelerare cardiacă și creșterea presiunii sanguine:

2) a doua perioadă este caracterizată prin aceea că la modificările de mai sus se adaugă: spasme, salivație, micțiune și o micșorare a pupilei;

3) în perioada a treia urmează căderea la pămînt, paralizia senzitivă și motoare, scăderea presiunii sanguine, scăderea amplitudinii și frecvenței mișcărilor respiratorii pînă la oprirea temporară și apoi definitivă, după un grup de respirații agonice, și oprirea inimii.

Practicarea respirației artificiale, înainte de producerea respirațiilor agonice, poate împiedica moartea organismului. Toate modificările care însoțesc instalarea fenomenului de asfixie se datoresc lipsei oxigenului din sînge și creșterii cantității bioxidului de carbon, care se fac simțite mai întîi la centrul nervos și apoi la celelalte țesuturi.

7.3. RESPIRAȚIA TISULARĂ

A fost tratată în partea I a acestui manual.

7.4. INTEGRAREA FUNCȚIEI RESPIRATOARE

Integrarea sistemului respirator. Cele trei componente ale funcției respiratoare — schimbul de gaze cu mediul ambiant, transportul gazelor și utilizarea celulară a oxigenului — se realizează într-o strînsă corelație, în cadrul căreia fiecare dintre ele influențează pe celelalte și la rîndul lor este influențată de celelalte, în așa fel încît formează un sistem integrat — unitar. Factorii interni ai sistemului care asigură această integrare sînt în primul rînd, cele două gaze respiratoare: oxigenul și bioxidul de carbon; orice modificare, pozitivă sau negativă, a concentrației acestora la nivelul celular determină schimbări în activitatea celorlalte sectoare; calea și mecanismul integrării este asigurat de un sistem neuro-umoral complex.

Integrarea sistemului respirator în unitatea organismului este o realitate prea evidentă ca să mai fie nevoie de comentarea ei. Factorii acestei integrări pot fi grupați în: 1) factori morfo-structurali și 2) factori funcționali.

1) Legăturile structurale ale aparatului respirator cu celelalte aparate — circulator, muscular, de susținere — sînt atît de intime încît este imposibilă o separare a lor: este de ajuns să ne gîndim doar la raporturile dintre rețeaua de capilare sanguine-pulmonare și epiteliul alveolelor pulmonare.

2) Legăturile funcționale nu sînt nici mai puțin complexe și nici mai puțin importante: orice modificare în activitatea unui organ sau țesut implică și determină și modificarea funcționării sistemului respirator, grație intervenției atît a sistemului trofo-integrator, cît și a celui stimulo-integrator, iar la om chiar și a celui psiho-integrator.

7.5. REGLAREA RESPIRAȚIEI

Frecvența și amplitudinea mișcărilor respiratorii și odată cu aceasta mărirea ventilației pulmonare se modifică în permanență în funcție de creșterea sau scăderea nevoilor în O_2 , în funcție de intensitatea proceselor de metabolism, fie în organismul în întregime, fie numai într-un anumit segment al lui. La baza adaptării ventilației pulmonare după nevoile organismului stă un mecanism complex de reglare, coordonat de sistemul nervos.

Dacă la un cîine se separă prin secționare axul nervos central deasupra bulbului, nu se produc modificări în activitatea respiratoare; cînd secționarea se face între bulb și măduva spinării mișcările respiratorii se opresc; dacă secționarea se face la nivelul măduvei cer-

vicale, sub segmentul C₅, respirația nu se oprește, ci se produc doar modificări ale caracterului ei. Dacă anesteziam local bulbul deasupra ventriculului IV sau dacă numai răcim puternic această regiune, constatăm că respirația se oprește. Accentuăm că prin aceste experiențe nu s-a acționat deloc direct asupra celulelor din măduva spinării din regiunea cervicală ori toracică, de la care pleacă nervii ce inervează mușchii respiratori, mușchii intercostali ori diafragma; s-a acționat numai asupra celulelor nervoase din bulb sau s-a întrerupt legătura anatomică dintre bulb și măduva spinării.

Oprirea respirației în experiențele de mai sus și altele arată că impulsurile motoare ale mișcărilor de respirație pornesc din bulb, din regiunea planșei ventriculului IV.

În bulb există un *centru nervos respirator*, în care iau naștere impulsurile motoare, ce trec apoi la măduva spinării și de aici, prin nervii respiratori — nervii frenici și nervii mușchilor intercostali — ajung la mușchii respiratori. Faptul că impulsurile motoare respiratoare pornesc dintr-un centru nervos din bulb, superior măduvei spinării, ne dă posibilitatea să înțelegem și de ce mișcărilor respiratorii sînt coordonate.

Cercetările lui Flourens (1842) și apoi ale lui Mislavski au arătat că centrul respirator din bulb este așezat în treimea mijlocie a acestuia, în planșul ventriculului IV; distrugerea acestei regiuni are drept urmare moartea animalului; din această cauză, regiunea a mai fost numită și „nod vital”.

Centrul respirator. Centrul respirator bulbar este bilateral: fiecare jumătate a lui are legătură cu jumătatea corespunzătoare din măduva spinării dar și cu cealaltă jumătate bulbară. Mai mult chiar, centrul respirator din bulb este format dintr-un *centru inspirator* și un *centru expirator*. În urma excitării centrului inspirator se produce inspirația, prin contracția mușchilor respiratori-inspiratori; inhibarea centrului inspirator însoțește expirația. Cei doi centri bulbari nu lucrează independent unul de celălalt și sînt subordonați unui cuplu de centri respiratori așezați în regiunea protuberanței: *centrul apneustic* (fig. 252) și *centrul pneumotaxic*.

Centrul respirator bulbar se caracterizează printr-o ritmicitate a activității sale, ceea ce duce la rîndul său la o ventilație pulmonară ritmică. Această ritmicitate e determinată și întreținută de impulsurile reflexe ce vin de la diferiți receptori. de acțiunea excitatoare a unor produși de catabolism asupra celulelor nervoase și de raporturile de inducție reciprocă dintre centrul nervos.

Impulsurile motorii respiratoare, cu frecvența și amplitudinea lor, sînt rezultatul acțiunii unui complex de factori asupra centrului respirator și anume: a) un anumit grad de automatism al centrului respirator, b) influențe umorale, c) influențe nervoase reflexe cu locul de plecare în diferiți receptori, d) influențe nervoase cu originea în centrul nervos superior și mai ales în scoarța emisferelor.

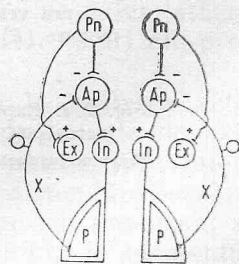


Fig. 252. Schema sistemului de centri respiratori bulbari:

inspiratori (In), expiratori (Ex), ca și din protuberanță: apneustic (Ap) și pneumotaxic (Pn); X — nervii vagi; P — plămîni.

Automatismul centrului respirator, realizat pe o bază funcțională complexă.

Rolul CO_2 și al O_2 în reglarea respirației. Dacă ne reținem respirația în inspirație timp de 15—20 secunde constatăm că la reluare mișcările respiratorii sînt mai profunde și mai frecvente la început și apoi, treptat, revin la normal. Dimpotrivă, după o hiperventilație pulmonară timp de 20—30 secunde, mișcările respiratorii sînt superficiale, pentru scurt timp fiind chiar oprite. În primul caz, prin oprirea ventilației pulmonare, am determinat acumularea în sînge a unei cantități de CO_2 mai mare decît în cursul ventilației normale; în al doilea caz, prin hiperventilație am determinat scăderea conținutului în CO_2 al sîngelui sub valoarea din timpul ventilației normale.

Cînd în aerul respirator al unui cîine, la care înscrîm grafic mișcările respiratorii, mărim la 3—5% concentrația CO_2 înregistrăm (fig. 253) o creștere foarte accentuată a amplitudinii și o mărire ușoară a frecvenței mișcărilor respiratorii.

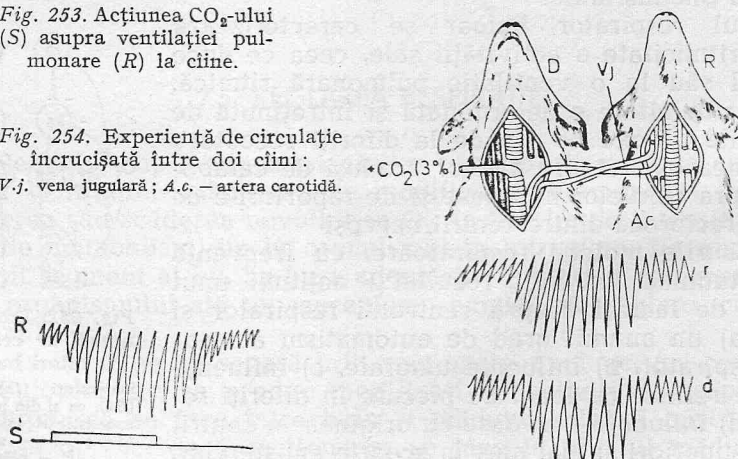
În urma acestor experiențe, putem trage o serie de concluzii și anume: creșterea conținutului de CO_2 în sînge stimulează activitatea centrului respirator și prin aceasta crește ventilația pulmonară; scăderea conținutului de CO_2 în sînge duce la inhibarea și chiar la oprirea ventilației pulmonare și la diminuarea acțiunii stimuloare a centrului respirator — cu toate că gradul de oxigenare a sîngelui a rămas același; scăderea conținutului în oxigen al sîngelui — care s-a produs simultan cu creșterea cantității de CO_2 — stimulează activitatea centrului respirator.

Aceste constatări arată că modificarea conținutului în O_2 și în CO_2 al sîngelui influențează activitatea centrului respirator.

Între doi cîini se face circulație încrucișată (fig. 254) în așa fel, încît sîngele cîinului *D* trece și irigă capul cîinului *R*, care mai este legat de trunchi doar prin nervi și măduva spinării. În aerul respirator al cîinului *D* se introduce o cantitate de 3—5% CO_2 ; încriindu-se în con-

Fig. 253. Acțiunea CO_2 -ului (S) asupra ventilației pulmonare (R) la cîine.

Fig. 254. Experiență de circulație încrucișată între doi cîini: V.j. vena jugulară; A.c. — artera carotidă.



tinuare mișcările respiratorii la ambii cîini, se constată modificări atît în pneumograma cîinelui *D* cît și în pneumograma cîinelui *R*: la amîndoi crește puternic ventilația pulmonară (fig. 254). La cîinele *D*, sîngele încărcat cu mai mult CO_2 a irigat tot corpul și capul; la cîinele *R*, numai capul (centrii nervoși) a fost irigat cu sînge bogat în CO_2 . Aceasta arată că, prin creșterea cantității de CO_2 din sîngele care irigă centrii nervoși și în consecință și centrul respirator, activitatea acestuia din urmă este stimulată.

Alte experiențe au arătat de asemenea că excitantul natural al centrului respirator este CO_2 -ul din sîngele circulant: creșterea și scăderea ritmică a concentrației acestuia, legată de ventilația ritmică a plămînilor, întreține și activitatea ritmică a centrului respirator.

Teoria după care excitarea centrului respirator este produsă de CO_2 -ul din plasma sîngelui este foarte răspîdită. Dovedirea acțiunii excitatoare a bioxidului de carbon asupra centrului respirator constituie o strălucită ilustrare a tezei după care metabolismul animalului are o importanță reglatoare prin el însuși. Procesele curente ale metabolismului creează în organism, în umorile sale, condiții variabile de mediu intern; printre factorii cei mai importanți ai acestor modificări stau pe primul plan bioxidul de carbon și oxigenul. Centrul respirator posedă un mare grad de sensibilitate față de aceste condiții chimice și manifestă o sensibilitate maximă față de concentrațiile crescute de CO_2 . În ceea ce privește natura chimică a acțiunii selective a CO_2 asupra celulelor centrului respirator, nu există încă o părere unitară. Unii afirmă că mărirea cantității de CO_2 din sînge duce la creșterea concentrației ionilor de H^+ (Haldane); contrar acestei păreri, Hessel crede că CO_2 , difuzînd în celulele centrului respirator, le excită în mod specific, fapt dovedit prin aceea că alți acizi, care măresc concentrația ionilor de H^+ , nu excită centrul respirator.

În ultimul timp, de cînd acțiunea CO_2 asupra diferitelor tipuri de procese metabolice este demonstrată, se poate explica mai mulțumitor influența stimulatorie a CO_2 . Astfel s-a dovedit că bioxidul de carbon mărește consumul de oxigen și accelerează procesele de glicoliză. Mai trebuie să adăugăm că CO_2 este antrenat în sinteza unor compuși organici. S-ar părea că CO_2 și-ar exercita acțiunea sa stimulatorie tocmai prin această influență specifică asupra anumitor laturi ale proceselor biochimice din celulele centrului respirator.

Printre factorii chimici esențiali, care participă la reglarea activității ritmice a centrului respirator se află și O_2 . Insuficiența de oxigen are o influență reglatoare asupra centrului respirator prin intermediul unor chemoreceptori speciali, localizați în sistemul vascular, în regiunea sinusului carotidian, care joacă astfel un rol important și în reglarea respirației. După cum a arătat Barcroft, în momentul trecerii de la viața intrauterină la cea extrauterină, insuficiența de oxigen este cauza primei mișcări respiratorii.

Astfel, procesele de respirație, legate de aprovizionarea celulelor organismului cu oxigen și de eliminarea CO_2 , sînt prin ele însele reglatori ai mișcărilor respiratorii ritmice, asigurînd aportul de oxigen la celule și eliminarea din organism a bioxidului de carbon format.

Există părerea că pentru pești, ca și pentru nevertebrate, CO_2 nu ar avea nici o importanță ca excitant al centrului respirator. Date relativ recente arată neîndoios rolul CO_2 în excitarea centrului respirator la pești și la mai multe nevertebrate. Astfel, Winterstein a arătat că la octopode, când tensiunea CO_2 este egală cu 0,9%, apare o tulburare foarte accentuată a ritmului respirator (dispnee); în atmosfera care conține pînă la 3—5% CO_2 , orificiul respirator al melcilor terestri (*Limax*, *Arion*) rămîne multă vreme deschis; frecvența respirației la larvele de libelule aflate într-o apă care conține cantități variate de CO_2 , se accentuează cu 80—100% atunci când crește brusc concentrația de CO_2 de la 0,25 la 0,50%; când concentrația de CO_2 este de 2—4%, respirația se accelerează cu încă 30%; la *Gammarus pulex* și *G. locusta*, când crește cantitatea de CO_2 din mediu, survine dispneea, în timp ce la alți crustacei (*Balanus*, *Astacus*, *Ligia*) aceasta nu se instalează. S-a dovedit că la bibanul de diferite vârste apare o dispnee tipică la o tensiune a CO_2 -ului destul de scăzută (1—4%); în acest caz cresc mult atît frecvența cît și amplitudinea mișcărilor respiratorii. Popov și Wagner au observat, încă din 1929, dispnee atunci când treceau, prin capul izolat al broaștei, lichid conținînd CO_2 .

Din toate acestea rezultă că CO_2 este un excitant al centrului respirator nu numai pentru vertebratele superioare ci și pentru cele inferioare, ca și pentru nevertebrate.

Rolul sistemului nervos. Influențele nervoase reflexe. Centrii respiratori funcționează pe baza informațiilor ce vin de la mai multe zone receptoare: terminațiile senzitive vagale prezente în țesutul pulmonar informează despre gradul de destindere al acestuia ca și despre schimbările în compoziția aerului alveolar; proprioreceptorii din mușchii respiratori (intercostali, diafragma și abdominali) informează despre evoluția tonusului acestora; chemoreceptorii zonelor reflexogene, cardioaortică și sinocarotidiană, despre variațiile concentrației CO_2 , O_2 și ale pH-ului sanguin; termoreceptorii și mecanoreceptorii despre acțiuni termice sau mecanice.

Primele două categorii de receptori asigură mai ales ritmul respirator de repaus. Pe baza informațională de la celelalte zone receptoare este asigurată adaptarea ventilației pulmonare în concordanță cu trecerile de la repaus la activitate sau cu schimbarea poziției corpului.

Rolul nervilor pneumogastriци. Bronhiiolele respiratoare sînt foarte bogat inervate de către fibrele vagale. Aceste terminații nervoase sînt receptori de tracțiune, puși în funcțiune de către actul inspirației, în mod proporțional cu amplitudinea sa. Se poate înregistra activitatea fibrelor izolate în timp ce plămîinii sînt umflați pasiv printr-o pompă, sau în timpul unei inspirații active și se înscriu simultan mișcările toracelui sau volumul de aer deplasat.

În cursul eupneei, activitatea vagală se mărește începînd cu începutul inspirației apoi diminuează cînd începe expirația (fig. 255).

Secționarea nervilor vagilor la animalul intact și neanesteziat antrenează o respirație profundă și lentă. Dacă se excită capătul central al unuia din vagii secționați, rezultatul tipic va fi oprirea mișcărilor de

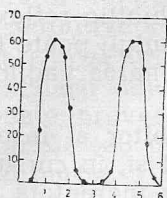


Fig. 255. Variația frecvenței potențialelor de acțiune din nervii vagi în cursul a două respirații. Pe ordonată este frecvența influențurilor, pe abscisă timpul în secunde.

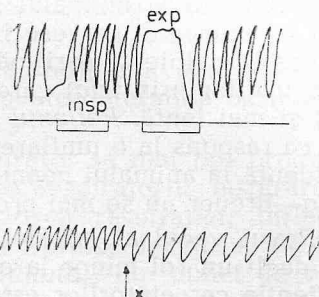


Fig. 256. Modificarea pneumogramei, la câine, după secționarea vagilor (X) și excitarea lor, în inspirație (*insp*) sau expirație (*exp*).

respirație, fie în inspirație, fie în expirație, după momentul în care începe să acționeze excitantul (fig. 256). La mamifere arcul reflex este: terminațiile senzitive ale vagilor din țesutul pulmonar —> centrul respirator —> nervii frenici și nervii mușchilor intercostali —> mușchii respiratori (diafragul și mușchii intercostali).

Prin extinderea plămînilor în inspirație, sînt excitate terminațiile senzitive ale vagilor, care trimit acum la centrul respirator-inspirator, impulsuri excitatoare din ce în ce mai puternice pe măsură ce plămîinii sînt din ce în ce mai mult destinși; aceste impulsuri excitatoare determină în centrul inspirator impulsuri motoare din ce în ce mai puternice care ajung la centrul din măduvă, de unde trec în nervii frenici și nervii mușchilor intercostali. La un moment dat însă, impulsurile excitatoare ce vin din plămîni determină o inhibare a centrului inspirator și excitarea centrului expirator iar rezultatul este oprirea impulsurilor motoare către mușchii inspiratori și expirația. La sfîrșitul expirației creșterea cantității de CO_2 în sînge excită centrul inspirator și din nou pornesc impulsuri motoare spre nervii și mușchii inspiratori — se face o nouă inspirație cu dilatarea plămînilor și excitarea fibrelor senzitive, ceea ce duce din nou la inhibarea centrului inspirator și excitarea celui expirator. Schimbarea aceasta periodică și simultană a excitației și inhibiției în centrul respirator este asigurată și de fenomenele de inducție simultană și consecutivă care se manifestă în cursul funcționării centrilor nervoși.

Hering și Breuer au studiat aceste reflexe alternante și au formulat legea după care ele se produc: fiecare mișcare respiratoare (inspirație sau expirație) provoacă în mod reflex, în centrul respirator, mișcarea contrară ei (inspirația provoacă expirația și invers).

Mișcarea de inspirație mai este determinată și de creșterea ușoară a cantității de CO_2 ce se acumulează în sînge în timpul expirației și care favorizează fenomenul de inducție consecutivă.

Se crede că la animalul intact aferențele pulmonare vagale joacă un rol în eupnee și servesc în particular să controleze centrul apneustic. Această opinie se sprijină pe experiențe de vagotomie (sau de blocare a vagilor prin frig) care duc cele mai adesea la o respirație mai amplă și mai lentă. *Reflexul Hering—Breuer* (inhibiția reflexă a respirației ca răspuns la o umflare artificială a plămînelor) poate fi ușor pus în evidență la animalul neanesteziat. După secționarea vagilor, reflexul Hering—Breuer nu se mai produce.

Reflexul vagal al lui Hering și Breuer, inhibitor al inspirației, nu joacă decît un rol minor la omul adult conștient și, în cursul ultimilor ani, atenția cercetătorilor este în mod particular îndreptată asupra rolului proprioceptorilor pereților toracici.

Aferențele proprioceptive ale mușchilor respiratori și controlul lor. Mușchii intercostali conțin numeroase fusuri neuromusculare, receptori tendinoși și corpusculi Pacini; pe de altă parte, diafragma nu conține decît un număr redus de fusuri.

S-a observat că secționarea rădăcinilor posterioare cervicale și toracice diminuează mișcările respiratoare la animale și la om.

Se pare deci, în rezumat că, controlul volumului de aer curent la om, depinde mai degrabă de un reflex „ce detectează sarcina” fusurilor musculare toracice și de conexiunile lor spinale decît de receptorii vagali sensibili la extinderea parenchimului pulmonar, a cărei importanță este totuși mai mare la vertebrele inferioare și chiar la mamifere. Aceasta nu înseamnă că descărcarea receptorilor vagali nu joacă nici un rol la om ci numai că importanța lor este secundară în raport cu aceea a reflexelor care iau naștere în receptorii parietali.

Reflexul vagal al lui Hering—Breuer poate fi pus în evidență la amfibieni, și anume la broască, animal la care mecanismul respirator este în întregime diferit. Broasca înghite aerul, apoi închide gura și nările în același timp cînd se ridică planșul gurii. Aerul este astfel împins în plămîni pereche, fiecare ca o cavitate unică pe care nici un perete osos nu o protejează de distensie. Dar la nivelul lor există o bogată inervație de receptori vagali pulmonari sensibili la tracțiune, a căror descărcare aferentă se mărește cu umflarea și care inhibă mișcările gurii. Aici reflexul este evident un mecanism protector. La mamifere, toracele este acela care joacă rolul motor în respirație și sistemul de control posedă elemente receptoare localizate, mult mai eficiente, în pereții toracici.

Alți receptori. Impulsurile reflexe nervoase de reglare a activității respiratorii își pot avea originea în receptorii din căile aeriene respiratorii, din zonele reflexogene, din tegument, sau din alte regiuni.

Creșterea sau scăderea cantității de CO_2 din sînge poate să influențeze activitatea centrului respirator nu numai prin acțiunea directă asupra acestuia, ci și în mod indirect: prin acțiunea mai ales asupra chemoreceptorilor zonelor reflexogene.

Excitațiile termice, reci mai ales, la nivelul tegumentului pot influența puternic activitatea centrului respirator, mergînd chiar pînă

la oprirea respirației; lucrul acesta se poate observa destul de bine în cursul intrării sub un duș de apă rece.

Excitațiile dureroase pot, de asemenea, influența activitatea centrului respirator: lovirea bruscă „la plex” poate determina oprirea temporară sau definitivă a respirației.

Modificări în activitatea centrului respirator se mai pot produce și în urma excitării mucoasei căilor aeriene respiratorii: inspirarea de amoniac poate provoca încetinirea și oprirea respirației; inflamația mucoasei nazale sau praful, prin excitarea fibrelor senzitive ale trigemenului din mucoasa nazală, provoacă *strănutul*; din punct de vedere fiziologic, strănutul este o inspirație adâncă și înceată, urmată de o expirație foarte puternică și rapidă cu gura închisă; excitarea mucoasei traheei și a bronhiilor de către firișoarele de praf din aerul respirat sau inflamarea mucoasei acestora în urma răcirii, determină *tusea*: o expirație puternică, cu strîmtorarea simultană a glotei, ceea ce face ca aerul din plămîni să iasă ca un curent puternic, care antrenează cu el și particulele de praf sau mucusul.

Influențe cu originea în centrii nervoși superiori. Centrul respirator din bulb — centrul inspirator și centrul expirator — primesc influențe nervoase reglatoare, coordonatoare și de la alți centri nervoși așezați fie tot la nivelul bulbului, fie în segmentele superioare ale axului nervos central.

Centrul apneustic. Dacă nervii pneumogastrici sînt intacti, o secțiune a trunchiului cerebral la partea superioară a bulbului nu suprimă respirația mai mult decît o secțiune la nivelul părții mijlocii a protuberanței (fig. 257). Totuși o astfel de leziune asociată cu secțiunea pneumogastricilor antrenează, la animal, o respirație „apneustică” în care ciclurile respiratorii, mai lungi decît cele normale, sînt ocupate în marea majoritate a lor de către inspirație, căreia îi succede o foarte scurtă expirație. Wang și colab. săi au apropiat aceste constatări de faptul că stimularea părții laterale a formațiunii reticulate din zona mijlocie și inferioară a protuberanței antrena o activitate inspiratoare mărită; ei au presupus că există bilateral, la nivelul protuberanței un „centru apneustic”. Acest centru descarcă influxuri în mod tonic asupra centrului inspirator bulbar, antrenînd o activitate respiratorie susținută. Doi factori controlează și diminuează în mod normal această influență tonică a centrului apneustic asupra centrului respirator:

Influxurile aferente ale vagului. Atîta timp cît vagii sînt intacti, animalul respiră normal chiar după secțiune protuberanțială; acest ritm normal ia

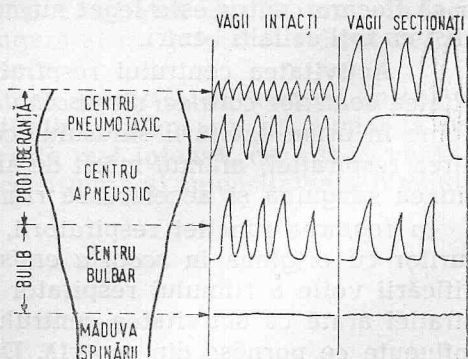


Fig. 257. Tipuri de respirație după secționarea trunchiului cerebral.

aspectul dramatic al apneuziei dacă vagii sînt secționati; Este deci evident că influxurile aferente ale vagilor inhibă centrul apneustic și s-a putut demonstra că frecvența influxurilor aferente depinde de amplitudinea respiratorie; ele provin, într-adevăr, din excitarea receptorilor tensiunii toraco-pulmonare.

Centrul pneumotaxic. Chiar la un animal vagotomizat o secțiune a trunchiului cerebral deasupra nivelului protuberanței nu antrenează apneuzie; aceasta nu apare decât dacă o altă secțiune este făcută la nivelul părții mijlocii a protuberanței asupra căreia centrul apneustic exercită influența sa excitatoare tonică.

Aceasta a doua secțiune a izolat deci un „centru” în partea superioară a protuberanței care, în condițiile normale inhibă centrul apneustic. Acest grup de neuroni în regiunea protuberanțială superioară este numit „centru pneumotaxic” și chiar în absența efectelor inhibitoare vagale asupra centrului apneustic, acest centru pneumotaxic poate fi suficient să-l inhibe.

Se poate concepe astfel funcționarea acestui sistem destul de complicat: sub influența stimulatorie a presiunii parțiale a bioxidului de carbon în sângele arterial și a activității tonice a centrului apneustic, centrul respirator descarcă influxuri motoare prin căile eferente asupra centrilor respiratori ai măduvei toracice și cervicale; survine inspirația. În același timp, centrul inspirator trimite descărcări către centrul pneumotaxic, care la rîndul său, trimite influxuri inhibitoare către centrul apneustic. Acesta din urmă, supus simultan acțiunii acestor influxuri inhibitoare și a celor ce vin de la receptorii tensiunii toraco-pulmonare, încetează de a activa centrii bulbari inspiratori ale căror descărcări se opresc: acum se face expirația în mod pasiv. Se consideră așadar că expirația este pasivă în eupnee, dar ea poate fi activă în hiperpnee, fie că aceasta este voluntară sau provocată, în exercițiul fizic. Se poate presupune că la nivelul centrului pneumotaxic fac releu influxurile excitatoare ce provin de la centrii situați mai sus, către centrul expirator.

Se poate concepe schema acestei organizări ca în figura 258.

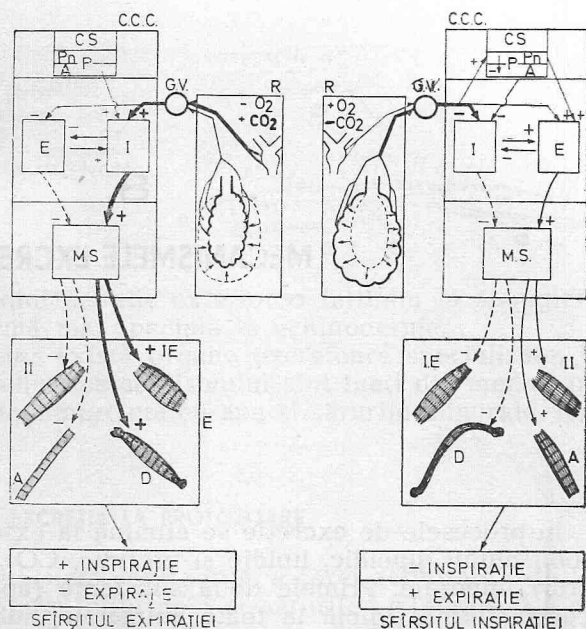
Trebuie ținut seama permanent că toate structurile sînt bilaterale și că fiecare centru este legat nu numai cu omologul său contralateral ci și cu toți ceilalți centri.

Activitatea centrului respirator bulbar este influențată de activitatea *centrilor cardiaci* și *vasomotori* din bulb: scăderea presiunii sanguine în urma excitării sinusului carotidian este însoțită și de încetinirea respirației; aflusul mărit de sânge la auriculul drept mărește presiunea sanguină și accelerează ritmul cardiac și respirator.

În reglarea funcției respiratorii, un rol important revine și impulsurilor cu originea în *scoarța emisferelor cerebrale*. Posibilitatea modificării voite a ritmului respirator sau chiar oprirea temporară a respirației arată că activitatea centrului respirator poate fi modificată de influențe ce pornesc din scoarță. De asemenea, modificarea respirației în timpul stărilor emotive — frică, mînie, bucurie, durere psihică — arată posibilitatea influențării centrului respirator bulbar de către

Fig. 258. Schema mecanismului nervos de integrare a sistemului respirator:

CCC — sistemul de centri nervoși de comandă și control; CS — complexul cortico-hipotalamic; P — protuberanță; IE — centrii inspiratori și expiratori bulbari; MS — măduva spinării; R — receptori alveolari și sinocarotidieni; GV — ganglionul jugular al vagului; E — sistemul efector muscular-intercostali interni (II) și externi (IE), diafragmul (D) și mușchii abdominali (A).



scoarță. Mai mult, s-au realizat reflexe condiționate respiratorii la om și la animale.

Importanța existenței mecanismelor reglatoare ale activității centrului respirator bulbar trebuie privită din două puncte de vedere pentru funcționarea normală și unitară a organismului animal și anume: a) asigurarea aportului de oxigen necesar metabolismului celular și b) menținerea constantă a pH-ului mediului interior.

Creșterea cantității de CO_2 în mediul intern în urma unei activități metabolice crescute și creșterea ionilor de H^+ au drept urmare o hiperventilație pulmonară. Prin aceasta, cantitatea de acid carbonic din sânge scade, și ca urmare, scade și cantitatea de H^+ -ioni; în același timp, prin hiperventilație se asigură și un grad mai ridicat de oxigenare a sîngelui la nivelul plămînilor.

Există un anumit paralelism între intensitatea muncii, intensitatea metabolismului și mărirea ventilației pulmonare, nu numai la om, ci și la animale: cu cît activitatea este mai intensă, cu atît și ventilația pulmonară este mai intensă și ca urmare și intensitatea schimbului de gaze este mai mare.

8.

MECANISMELE EXCREȚIEI

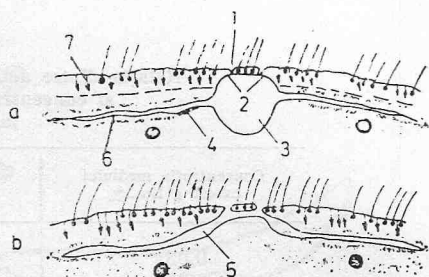
În procesele de excreție se elimină la exterior produșii finali ai catabolismului glucidic, lipidic și protidic, CO_2 , apă, substanțe azotate și săruri minerale. Primele două substanțe (apa și CO_2) se întâlnesc în această formă simplă la toate animalele; substanțele azotate la unele grupe de animale nevertebrate acvatică (în special dulcicole) se elimină sub formă simplă de săruri de amoniu, ori de amoniac; la alte grupe de animale, prin procese de sinteză secundare, amoniacul este transformat în substanțe azotate mai complexe ca alcătuire chimică, dar mai puțin toxice pentru organismul animal. La aceste animale apar ca produși azotați finali ureea și acidul uric; alături de aceștia mai apar creatina și creatinina, acidul hipuric și, la peștii teleosteeni marini, oxidul de trimetilamină și trimetilamina. În general, animalele au trei posibilități de înlăturare a produșilor finali ai catabolismului: a) prin procesele de excreție propriu-zise; b) prin depunerea în anumite formațiuni ale corpului, mai ales în tegument; c) prin utilizarea lor pentru sinteze ulterioare.

Vorbind despre funcția excretoare a organismului, ne vom opri mai ales la prima posibilitate, adică la procesele de excreție propriu-zise și numai într-o mai mică măsură la posibilitatea a doua, aceea a depunerii produșilor finali în formațiunile tegumentare; posibilitatea a treia, a utilizării în sintezele ulterioare, este urmărită la subcapitolele despre metabolismul diferitelor principii alimentare și în cadrul studiilor de biochimie.

8.1. MECANISME EXCRETOARE ÎN SERIA ANIMALĂ

În forma ei cea mai primitivă, excreția se realizează fie prin difuziunea la nivelul suprafeței corpului a produșilor de catabolism, fie prin năpîrlire (la insecte, crustacei, reptile, păsări și mamifere). Difu-

Fig. 259. Funcționarea vacuolei pulsatile:
a – vacuola contractilă plină; b – vacuola goală;
1-2 – pori excretori; 3 – corpul vacuolei; 4-5 – pre-
vacuole; 6 – canalicul intracelular; 7 – membrana
celulară; săgețile – arată pătrunderea apei și sărurilor de
la exterior.



ziunea substanțelor în mediul acvatic exterior o întâlnim la spongieri, la celenterate și într-o formă mai specială la echinoderme.

La majoritatea animalelor există organe excretoare specializate, la nivelul cărora produșii finali ai catabolismului sînt luați din mediul interior și eliminați la exterior împreună cu apa și sărurile minerale, formînd urina.

8.1.1. EXCREȚIA LA PROTOZOARE

La protozoare există o vacuolă contractilă, a cărei activitate este legată mai ales de reglarea circuitului apei și sărurilor minerale. Ca alcătuire (fig. 259), la o vacuolă contractilă putem deosebi un corp globulos (3) în care se deschid de o parte și de alta două canalicule aferente (6); între capătul terminal al canaliculelor aferente și corpul globulos al vacuolei se află cîte o prevacuolă (4 și 5). Corpul vacuolei contractile se deschide la exterior prin doi pori excretori (2).

După cum arată și numele, vacuola excretoare a protozoarelor prezintă contracții ritmice, în cursul cărora conținutul ei este expulzat prin cei doi pori excretori.

Observațiile și experiențele au arătat că frecvența pulsațiilor vacuolelor excretoare este strîns legată de concentrația în săruri a apei în care trăiesc animalele: în general, frecvența de contracție este mai mare la formele dulcicole decît la cele marine. Dăm cîteva date concludente în tabelul 16.

La același animal, frecvența pulsațiilor vacuolei excretoare se modifică în funcție de modificarea concentrației saline a mediului exterior. Iată un exemplu furnizat de *Paramecium aurelia* (tabelul 17).

Tabelul 16

Frecvența pulsațiilor vacuolei contractile
în funcție de concentrația mediului extern

Infuzorul	Număr de pulsații/h	Mediul de viață	Cum este M.E. față de M.I.
Chilodon cucullulus	720	dulcicol	hipotonic
Euplotes	144	dulcicol	hipotonic
Lagynus crassicolis	30	marin	izotonic
Acineria incurvata	1	marin	izotonic

**Relația dintre activitatea vacuolei pulsatile
și concentrația mediului extern,
la parameci**

Concentrația mediului extern g NaCl%	Intervalul de pulsare în s	Nr. pulsații/h
0,05	0,32	600
0,25	9,33	400
0,50	18,37	200
0,75	24,75	144

Din datele cuprinse în cele două tabele se desprinde concluzia că vacuola contractilă joacă un rol important mai ales în procesele de osmoreglare: apa și sărurile intră în corpul animalului unicelular pe baza endosmozei, prin membrana semipermeabilă a acestuia ori odată cu alimentele prin peretele vacuolei digestive și sînt date afară prin vacuolele contractile — excretoare. La fiecare contracție, conținutul vacuolei este aruncat la exterior prin cei doi pori excretori, iar în pauza dintre pulsații, prin canaliculele aferente se adună din nou apă și săruri. Analizele mai amănunțite au arătat însă că, pe lîngă apă și săruri minerale, se mai elimină pe această cale și alți produși ai catabolismului — produși azotați și chiar CO_2 ; prin eliminarea CO_2 vacuola contractilă-pulsatilă ar mai avea și un rol în respirația acestor animale.

8.1.2. EXCREȚIA LA METAZOARE

8.1.2.1. Excreția la nevertebrate

La majoritatea nevertebratelor găsim organe excretoare diferențiate care, pe lîngă funcția excretoare, au și un rol important în osmoreglarea mediului interior.

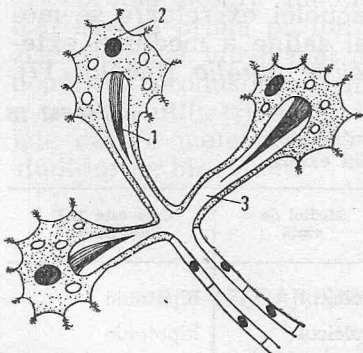


Fig. 260. Sistem de trei protonefridii, cu flamura vibratilă (1), un canalicul intracelular (3), nucleul (2).

Protonefridia (fig. 260) viermilor inferiori asigură eliminarea la exterior a unei soluții apoase care conține, pe lîngă săruri minerale și produși de catabolism — unii dintre ei azotați.

Prin corpul celular, cu numeroase granulații, nucleu mare și multe vacuole, apa și substanțele excretoare sînt transferate din mediul interior al corpului în canaliculul intracelular, iar de aici, prin mișcarea „flamurei vibratile”, în canalul intracelular, în canalul excretor și la exteriorul corpului.

Metanefridia viermilor superiori (fig. 261) comunică pe de o parte cu cavitatea generală a corpului, iar de altă parte cu ex-

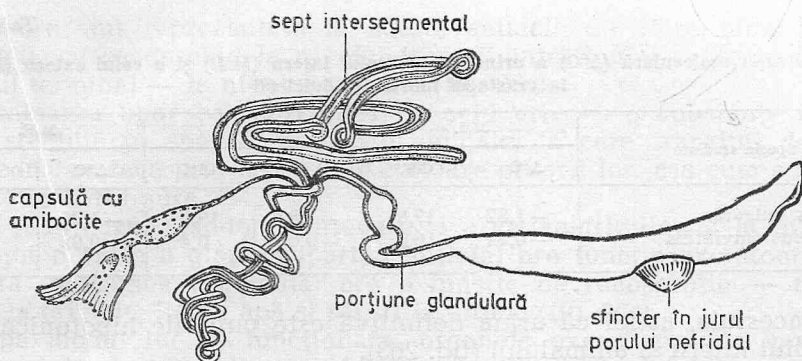


Fig. 261. Metanefridia.

teriorul printr-un por nefridial la nivelul tegumentului segmentului corporal imediat următor. Prin peretele canalului nefridial, în porțiunea lui inițială, trece apa și sărurile solvate (minerale sau produși de catabolism azotați): prin pilnia nefrostomului, prin aparatul ciliar, se elimină mai ales produșii de excreție acumulați în celulele amiboidale ce cad din cavitatea generală în lumenul nefrostomului. În porțiunea mijlocie și terminală a tubului nefridial o parte din săruri se resorb, printr-un proces de transfer activ, împotriva gradientului de concentrație, mai ales la viermii dulcicoli, astfel că la exterior se elimină o urină hipotonică față de mediul lor intern. Prin eliminarea unei cantități mari de apă și puține săruri se asigură menținerea unui mediu intern mai concentrat decât mediul exterior — apa dulce.

Glandele antenare ale crustaceilor (glandele verzi) nu sînt altceva decât metanefridii modificate (fig. 262). La crustacei trebuie să subliniem faptul cunoscut deja că între forma și structura morfologică a aparatului excretor, de o parte și a intensității sale de funcționare, pe de altă parte, există o relație strînsă foarte evidentă. Tubul nefridial al glandelor antenare este foarte lung la crustaceii dulcicoli și foarte redus la cei marini (exemplu: *Gammarus pulex*, dulcicol și *Gammarus locusta*, marin). Crustaceii dulcicoli elimină o urină hipotonică față de mediul interior (și în cantitate mare), iar crustaceii marini elimină o urină izotonică față de mediul lor interior (și în cantitate mică) (tab. 18).

Posibilitatea excreției unei urine hipotonice la crustaceii dulcicoli este legată de proprietatea ce o au celulele tubului nefridial de a reabsorbi sărurile din urina inițială. În corpul verde și în sacul celomic intră apă, săruri minerale și produși de excreție — prin procesele biologice de difuziune și de secreție celulară, formîndu-se astfel aici o urină, primară izotonică cu sîngele (cu hemolimfa). La nivelul tubului nefridial, cea mai mare parte a sărurilor minerale este reabsorbită de către ce-

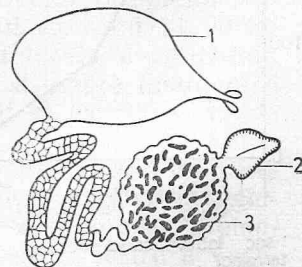


Fig. 262. Glanda verde a crustaceilor, cu sacul celomic (2), labirintul (3) și vezica (1).

Concentrația moleculară ($\Delta^\circ\text{C}$) a urinei, a mediului intern (M.I.) și a celui extern (M.E.) la crustacei marini și dulceicoli

Specia studiată	M.I.		Urină		M.E.	
	$\Delta^\circ\text{C}$	Cl%	$\Delta^\circ\text{C}$	Cl%	$\Delta^\circ\text{C}$	Cl%
<i>Homarus vulgaris</i>	-1,82	17,8	-1,84	19,3	-1,78	19,1
<i>Potamobius fluviatilis</i>	-0,81	6,9	-0,09	0,4	-0,02	0,01

lulele acestuia, astfel că urina definitivă este puternic hipotonică față de mediul intern al animalului (fig. 263).

Eliminarea unei cantități mari de urină de către formele dulcicole se datorește faptului că, mediul lor interior fiind mai concentrat în săruri decât mediul extern (apa dulce), determină un curent endosmotic de apă, puternic; prin tegument (prin zonele lui neîngroșate) — și prin branhii — pătrunde în mod continuu apa în cantitate mare; această cantitate mare de apă măbind presiunea hidrostatică a mediului interior determină formarea unei cantități mari de urină inițială în organele excretoare și, în consecință, și cantitatea mare de urină ce se elimină la exterior.

La crustaceii marini izotonia dintre mediul interior și mediul exterior nu determină un curent endosmotic de apă. La aceștia pătrunde prin tubul digestiv — odată cu alimentele — o cantitate mică de apă, care se absoarbe prin epiteliul intestinal. Dar la ei se elimină o urină izotonică mediului intern, adică asemănătoare mediului exterior, în cantitate mică, ca și cantitatea de apă și săruri pătrunse prin tubul digestiv.

Tot astfel se petrec lucrurile și la viermii dulcicoli.

Ca produși de excreție azotați, la crustacei întâlnim: amoniacul, ureea și creatina.

La insecte și la arahnide se elimină cantități mari de acid uric, ca un produs final al catabolismului protidic și nucleoprotidic. Organele

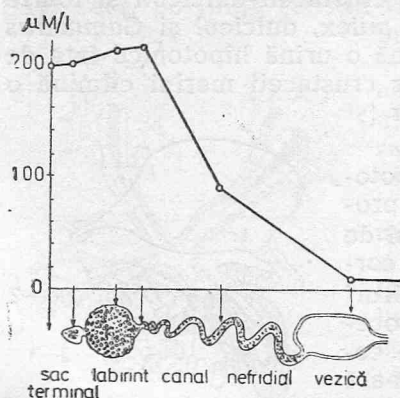


Fig. 263. Variația concentrației clorurii de sodiu în diferitele segmente ale glandei verzi, în $\mu\text{M/litru}$.

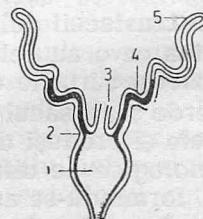
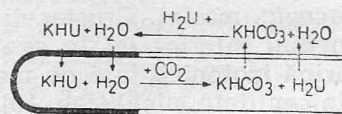


Fig. 264. Schema sistemului excretor al insectelor și mecanismul biochimic al funcționării lui.

excretoare sînt reprezentate la aceste animale de cître tuburile lui Malpighi, ce se deschid la nivelul trecerii intestinului mijlociu în intestinul terminal — la nivelul rectului (fig. 264).

Eliminarea unor cantități mari de acid uric — o substanță foarte puțin solubilă în apă — la aceste animale, la care tranzitul de apă este redus, se face prin procese excretoare proprii lor, așa cum se vede schematizat în figura 264.

Ca și în cazul glandelor antenare și a metanefridiilor și la tuburile Malpighi o parte a glandei (partea inițială) are funcție excretoare, iar cealaltă (porțiunea terminală) are o funcție de reabsorbție — fie de săruri la primele, fie de apă și săruri la ultima (fig. 264).

După modul lor de funcționare, organele excretoare ale nevertebratelor (glanda verde, metanefridiile și tuburile Malpighi) reprezintă un sistem excretor unitar.

După modul lor de funcționare, organele excretoare ale nevertebratelor seamănă cu nefronul vertebratelor.

Tot la nevertebrate, ca un al doilea mod de eliminare a produșilor finali ai catabolismului, este și depunerea lor în anumite regiuni ale corpului și apoi eliminarea. Cîteva exemple: cu ocazia năpîrlirii insectelor sînt lepădate învelișurile chitinoase, învelișuri care conțin cantități mari de substanțe organice azotate și săruri minerale, depozitate ca rezultat al multor procese fiziologice; la fel la crustacei, lepădarea crustei asigură eliminarea la exterior a unor produși azotați și a sărurilor minerale; la *Helix*, epifragmul conține și produși de excreție azotați depuși aici în timpul iernii.

La păianjeni, guanina rezultată în procesele de metabolism a acizilor nucleici (din nucleoprotidele alimentare) se depun sub forma de cristale pe suprafața cuticulei chitinoase, cu care apoi este îndepărtată.

8.1.2.2. Excreția la vertebrate

Mecanismele excreției la vertebrate sînt mai complexe decît la nevertebrate; de asemenea și modul de realizare a lor este mai complex. Și la vertebrate întîlnim un mecanism excretor de bază, *mecanismul renal* și o serie de *mecanisme secundare extrarenale* (branhial, tegumentar, intestinal, pulmonar).

Mecanismul excretor renal se realizează la nivelul organelor excretoare, rinichii. Unitatea funcțională a aparatului excretor al vertebratelor este nefronul, care este și unitatea structurală a rinichilor. Fiecărui segment al tubului renal îi corespunde o structură histologică specifică, cu un anumit rol în mecanismul general al excreției renale (fig. 265).

O particularitate importantă pentru modul de funcționare prezintă și irigația sanguină a nefronului: *sîngele care a circulat în capilarele glomerulului trece și irigă și celulele tubului urinifer*. De asemenea, important mai este faptul că la locul de intrare și ieșire a vaselor aferent și eferent din *corpusculul Malpighi*, în peretele acestora se află niște celule cu caracter neurosecretor, care pot fi excitate de modificările presiunii sîngelui ori a compoziției lui și care sînt capa-

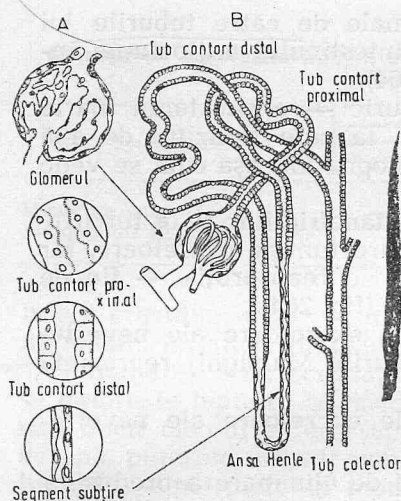


Fig. 265. Nefronul mamiferelor și structura histologică a diferitelor segmente:

A — secțiune prin segmentele nefronului; B — segmentele nefronului.

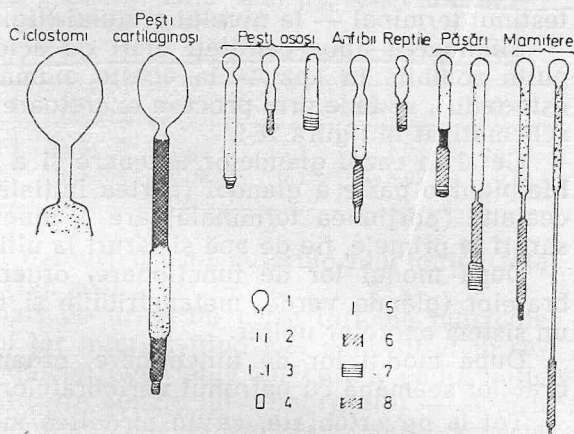


Fig. 266. Nefronul diferitelor grupe de vertebrate.

bile să secrete o substanță numită *renină*, cu rol important în reglarea funcției excretoare renale. Totalitatea acestor celule neurosecrete formează *aparatură juxtaglomerulară*.

Din punct de vedere funcțional, cele două segmente ale nefronului — corpusculul malpighian și tubul urinifer — îndeplinesc roluri diferite: la nivelul corpusculului malpighian, din capilarele glomerulare se filtrează plasma singelui și se formează urina primară, în lumenul capsulei Bowmann; iar la nivelul segmentelor tubului urinifer se reabsoarbe apă și unele săruri minerale, formându-se urina finală.

Structura complexă a nefronului mamiferelor și a omului, așa cum se prezintă ea, s-a realizat într-un lung proces evolutiv (fig. 266), în strânsă legătură cu evoluția proceselor de reglare osmotică la aceste animale.

În general, nefronii peștilor osoși marini sînt aglomerulari și uneori pot lipsi complet așa cum este cazul la *Hippocampus* (calul de mare), la *Syngnathus* (acul de mare), la *Lophius piscatorius* și la *Nerophis ophidion* (șarpele de mare). Peștii osoși dulcicoli au nefroni cu glomerulii bine dezvoltați și numeroși (diametrul lor este în medie de 60 microni). Structura aceasta diferită a nefronilor teleosteenilor marini și a celor dulcicoli, se răsfrînge și asupra modului de funcționare diferită a rinichilor la aceștia: peștii osoși dulcicoli elimină o cantitate mare de urină hipotonică (10—17,8 cm³ urină/kilocorp și oră), pe cînd peștii osoși marini elimină o cantitate mică de urină izotonică (0,13—0,96 cm³ urină/kilocorp și oră).

Un exemplu asemănător oferă și reptilele: crocodilii și broaștele țestoase, care sînt în majoritate forme dulcicole, au rinichii cu glomeruli bine dezvoltați (diametrul lor fiind cuprins între 63 și 93 microni)

și elimină o cantitate destul de mare de urină hipotonică față de mediul lor interior; șopirlele și șerpii au nefroni fără glomeruli sau când aceștia există sînt puțin dezvoltăți (diametrul lor este de 51—71 microni); ei excretă o urină semisolidă sau chiar solidă, foarte bogată în acid uric.

La păsări se elimină, ca și la reptilele terestre, o urină hipertonică; la acestea glomerulii sînt destul de reduși și în plus apare un segment special pentru reabsorbția apei — ansa lui Henle; la păsări reabsorbția apei se face și în cloacă.

La mamifere glomerulii sînt foarte bine dezvoltăți (cu un diametru de 100—360 microni); aici se filtrează o cantitate mare de plasmă sanguină dar în același timp și ansa lui Henle este foarte bine dezvoltată, în consecință și reabsorbția apei este puternică.

În evoluția structurală și funcțională a nefronului vertebratelor un moment important este apariția și dezvoltarea, la peștii cartilaginoși, a unui segment special, la nivelul căruia se face reabsorbția ureei.

Mecanismul excreției renale. Dintre multiplele teorii privitoare la mecanismul funcționării nefronului (teoria „filtrare glomerulară și secreție tubulară” — Bowman (1842); teoria „filtrare glomerulară, reabsorbție tubulară” — Ludwig (1844); teoria „filtrare glomerulară, reabsorbție selectivă și secreție tubulară” — Cushing (1917)), probele experimentale au impus, de-a lungul deceniilor, concepția despre existența unui sistem funcțional unitar rezultat din integrarea unor procese de filtrare glomerulară cu o reabsorbție selectivă la nivelul tubului urinifer, completată cu o activitate secretoare specifică a acestuia.

La nivelul corpusculului malpighian din capilarele glomerulului trec în capsula Bowmann apă și săruri solvate — săruri minerale și săruri organice; pe traiectul tubului urinifer, o parte din apă și săruri se reabsorb în sânge; soluția apoasă care nu se reabsoarbe și la care se adaugă unii produși de secreție specifică tubulară, trece mai departe în tubul colector și de aici în căile urinare, formînd urina finală.

Această formulare rezumativă a procesului de excreție renală la o analiză amănunțită cere o seamă de precizări: în ce fel trece apa și sărurile din glomerul în capsulă, la ce niveluri ale tubului urinifer se face reabsorbția și pentru care substanțe, care sînt faptele de control, în ce constă procesul de secreție.

Filtrarea glomerulară. Richards, lucrînd sub microscop asupra rinichiului de broască, cu ajutorul unor micropipete adecvate, a recoltat din capsula Bowmann un lichid care nu reprezintă altceva decît plasma sîngelui, filtrată prin glomerul (fig. 267). Acest lichid, care a fost numit *filtrat glomerular* sau *urină primară*, conține toate componentele sîngelui, afară de elementele figurate și proteine. Acest

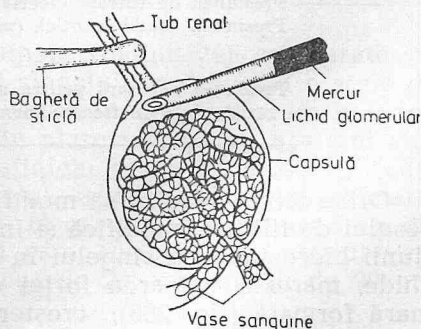


Fig. 267. Recoltarea filtratului glomerular cu ajutorul micropipetei.

fapt ne îndreptățește să spunem că urina primară este un filtrat al plasmei sîngelui la nivelul endoteliului capilarelor glomerulare.

Măsurîndu-se cantitatea de oxigen consumat de celulele glomerulare s-a constatat că filtrarea de lichid prin membrana capilară nu necesită nici o cheltuială locală de energie metabolică. Debitul filtrării la om este de aproximativ 125 ml/min., ceea ce pentru 24 ore reprezintă 160 litri de plasmă filtrată în tubii uriniferi.

Membranele capilarelor glomerulare funcționează ca și ultrafiltrele; ele ar prezenta pori cilindrici cu diametrul de 75—100 Å și o lungime de 400—600 Å; suprafața acestora reprezintă cam 5% din suprafața lor totală. Molecule de albumină, cu un diametru puțin inferior aceluia al porilor, nu pot totuși filtra din cauza forțelor de frecare și a fenomenelor electrice. Trebuie să specificăm însă că studiile de microscopie electronică nu au confirmat existența presupusă a porilor de forma și dimensiunile amintite.

Care este cauza filtrării? Experiențele au arătat că variațiile presiunii arteriale a sîngelui sînt întotdeauna însoțite de modificarea cantității de urină primară ce se formează în capsula Bowman; cînd crește presiunea sîngelui în artere, crește și cantitatea de urină primară; invers, cînd scade presiunea sîngelui în artere, scade și cantitatea de urină primară filtrată.

Forța de filtrare a plasmei rezultă din diferența între presiunea activă a sîngelui din capilarele glomerulare și presiunea din interiorul capsulei Bowman (tab. 19).

Tabelul 19

Forțele ce interacționează în ultrafiltrarea glomerulară la amfibieni și la mamifere (om)

Forța considerată	<i>Necturus</i>	Om
Presiunea arterială medie (mmHg)	25,0	100,0
Presiunea capilară glomerulară (mmHg)	17,7	90,0
Presiunea intracapsulară (mmHg)	1,5	15,0
Presiunea de filtrare efectivă (mmHg)	16,2	75,0
Presiunea coloidosmotică (mmHg)	10,4	30,0
Presiunea necesară pentru a învinge rezistențele de frecare membranare (mmHg)	5,8	45,0

Orice factor capabil să modifice unul din elementele active ale procesului de filtrare, modifică și intensitatea acestuia. Așa, creșterea presiunii hidrostatice a sîngelui în urma ingerării de cantități mari de lichide, mărește valoarea forței de filtrare și cantitatea de urină primară formată (fig. 268); creșterea presiunii hidrostatice a urinii în capsula Bowman, prin punerea unei ligaturi pe traiectul ureterului sau chiar a tubilor colectori, încetinește procesul de filtrare și micșorează

cantitatea de urină primară filtrată. De asemenea, mărirea presiunii coloidosmotice a plasmăi prin injectarea de coloizi (de gumă arabică, de exemplu), sau în urma unei transpirații foarte abundente și îndelungate, micșorează valoarea forței de filtrare și cantitatea de urină primară formată.

Reabsorbția tubulară. Pe măsură ce prin endoteliul capilarelor glomerulare se filtrează plasma și se formează urina primară, pe aceeași măsură filtratul anterior este împins de-a lungul tubului uriner, de aici în tubul colector, în bazinet, prin căile urinare la vezica urinară și la exterior.

Dacă se analizează compoziția chimică a urinei definitive (urina din bazinet sau cea din vezica urinară), se constată că ea nu mai seamănă cu aceea a urinei primare (tab. 20).

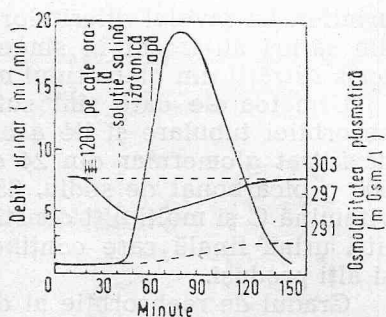


Fig. 268. Raport între diureză și diluția lichidelor corporale consecutiv ingerării de apă sau soluție izotonică (după R. Pitts).

Tabelul 20

Compoziția plasmăi, urinei primare și a celei finale, (în %)

Substanța	Plasmă	Urina primară din capsulă	Urina definitivă (vezică)	Raportul de concentrare a substanței în urina finală față de sînge
Apă	92,0%	98—99%	95%	—
Albumine	7,9	absente	absente	—
Glucoză	0,1	0,1	absente	—
Natriu	0,3	0,3	0,3	—
Clor	0,37	0,37	0,6	2
Calciu	0,008	0,008	0,015	2
Uree	0,03	0,03	1,8	20
Acid uric	0,004	0,004	0,05	12
Sulfai	0,002	0,002	0,18	90
Creatinină	0,001	0,001	0,075	75

Din compoziția chimică a urinei finale (definitive) comparată cu aceea a urinei primare și cu a plasmăi sîngelui, se desprind o serie de fapte și anume: a) unele săruri sînt în cantitate mult mai mare în urina finală decît în urina primară și decît în plasma sîngelui; așa sînt calciul, ureea, acidul uric, sulfai și creatinina; b) unele substanțe (cum este glucoza) se găsesc în plasma sîngelui, se găsesc în urina primară, dar nu se mai regăsesc în urina finală; c) gradul de concentrare a diferitelor substanțe în urina finală nu este același; așa, natriul este concentrat o dată, calciul de 2 ori, ureea de 20 ori, sulfai de 90 ori, iar creatinina de 75 ori.

Aceste fapte ne arată clar că urina primară s-a modificat mult, din punct de vedere al compoziției ei, în cursul trecerii de-a lungul tubului

urinifer. La nivelul diferitelor segmente ale acestuia o parte din apă și din săruri au trecut în sânge, printr-un proces de reabsorbție, proces opus filtrării din glomerulul malpighian.

Următoarele date sînt suficiente pentru a sublinia importanța reabsorbției tubulare și de a estima mărimea fenomenului. Cei 160 litri de filtrat glomerular din 24 ore conțin peste 1000 g clorură de sodiu, 500 g bicarbonat de sodiu, 250 g glucoză, 100 g aminoacizi liberi, 4 g vitamină C și mulți alți constituenți. Din acestea se elimină doar 1—1,5 litri urină finală care conține doar 10 g azot ureic, 15—20 g cloruri și alți produși.

Gradul de reabsorbție al diferitelor substanțe este diferit: unele din ele, cum este glucoza, se reabsorb total și au fost numite *substanțe cu prag*; numai atunci cînd concentrația lor în plasmă întrece o anumită valoare se elimină în urina finală — pentru glucoză atunci cînd concentrația acesteia întrece 1,8—2,0 g la litru. Pe de altă parte, sînt unele substanțe, cum sînt sulfații și creatinina, care nu se reabsorb ci trec total în urina finală — sînt *substanțele fără prag*.

Mecanismele reabsorbției. Reabsorbția tubulară renală este un proces extrem de complex rezultat din integrarea unui număr însemnat de mecanisme mai simple. Unele reabsorb mai mult decît un singur constituent; astfel același mecanism reabsoarbe glucoza, fructoza, galactoza și xiloza; altul reabsoarbe sulfatul și tiosulfatul; un al treilea reabsoarbe arginina, lizina, ornitina și cistina. Alte mecanisme interacționează la nivelul unei etape comune în transport, deși sînt distincte; așa sînt cele ce reabsorb glucoza, fosfatul, sulfatul, acetilacetatul și anumiți aminoacizi. Un număr mic de mecanisme asigură transportul în ambele sensuri — acela al malatului și al uratului.

După raportul dintre sensul transportului și gradientii electrochimici ca și după cheltuiala energetică metabolică, mecanismele reabsorbției pot fi grupate în: *active* și *pasive*. Astfel glucoza, fosfatul, acetilacetatul, vitamina C, malatul, lactatul, betahidroxibutiratul, ca și sodiul și potasiul, sînt transportate activ. Apa, clorul și ureea difuzează pasiv, dar aceasta depinde în strînsă măsură de transportul activ de sodiu.

Reabsorbția în segmentele tubulare. În general cam 2/3 pînă la 7/8 din filtratul glomerular este reabsorbit la nivelul tubului contort proximal și numai 1/3 pînă la 1/8 este reabsorbit în restul tubului și în special în segmentul distal și tubul colector.

Tranzitul enorm de ioni și apă, mai ales în tubul proximal, este posibil datorită structurii adecvate a epiteliului tubular. Imaginea electronomicroscopică dezvăluie la polul apical al celulelor epiteliale prezența a numeroase microvilozități, cu lungime de 1 micron și diametrul de 700 Å, iar la baza acestora existența unor invaginări sinuoase ce pătrund adînc în citoplasmă; astfel este mărită foarte mult suprafața de difuziune a substanțelor din lichidul tubular în interiorul celulelor și în același timp este asigurată și baza activității secrete. La polul bazal, aceleași celule prezintă numeroase pliuri membranoase ce cuprind între ele o populație densă de mitocondrii cu semnificația lor funcțională — energetică atît de specifică. Densitatea microvilozită-

tăților și a pliurilor membranare este maximă la epiteliul tubular proximal; ea este mult mai mică în tubul distal și este foarte mică în ansa lui Henle.

Reabsorbția ionilor și a apei la nivelul tubului proximal. Fiecare litru din cei 135—160 cît filtrează zilnic prin glomerulele renale la om, conține 300 mOsm de substanțe solvate (în special sodiu, clor și ioni bicarbonat). La capătul tubului proximal și în porțiunea inițială groasă a ramurii descendente a ansei lui Henle concentrația osmotică a lichidului tubular este neschimbată (tot 300 mOsm/l — fig. 269). Deci reabsorbția în tubul proximal privește 2/3 la 7/8 din filtratul total, totuși acesta nu realizează nici un travaliu osmotic (urina tubulară nu este nici concentrată nici diluată); aceasta înseamnă că reabsorbția la acest nivel este izosmotică: ionii (sodiu, clor și bicarbonat care formează 90—95% din toți ionii care dau activitatea osmotică a plasmei și a filtratului glomerular) și apa sînt reabsorbiți la un nivel echivalent din punct de vedere osmotic.

— Reabsorbția sodiului și potasiului este activă (reabsorbția ultimului este practic totală la acest nivel).

— Reabsorbția clorului este pasivă, acesta difuzînd în conformitate cu gradientul electrochimic.

Tot pasivă este și reabsorbția apei, ca rezultat al forței osmotice pe care o provoacă transferul activ de sodiu și difuziunea pasivă a clorului.

Reabsorbția ionilor și a apei prin tubul distal. Lichidul tubular care pătrunde în nefronul distal este hipotonic sau izotonic dar niciodată hipertonic față de lichidul interstițial (peritubular) cortical; volumul său reprezintă doar 15% din filtratul glomerular (fig. 270). Acest volum este variabil. Reabsorbția activă de sodiu și difuziunea pasivă de apă continuă în tubul distal, reducînd volumul lichidului tubular la un mic procent din acela al filtratului inițial. Acest lichid se concentrează pe măsură ce trece în tubul colector și de-a lungul acestuia, devenind hipertonic, ca și plasma interstițială a țesutului de la vîrfurile papilei — este urina finală.

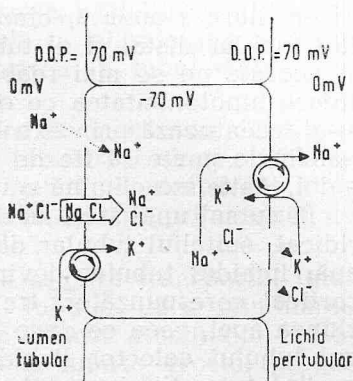


Fig. 269. Transportul de ioni în celulele tubulare proximale:

Linile întregi — transfer activ; liniile întrerupte — difuziune pasivă; săgețile — mecanisme transportoare ce permit transferul pasiv; D.D.P. — diferența de potențial.

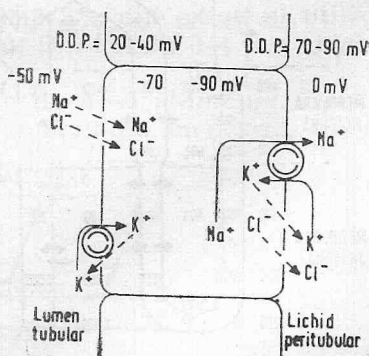


Fig. 270. Transportul de ioni prin celulele tubulare distale:

Linile întregi — transfer activ; liniile întrerupte — difuziune pasivă; săgețile — mecanisme transportoare ce permit transferul pasiv; D.D.P. — diferența de potențial.

În diureza apoasă, cînd nivelul ADH circulant este coborît, epiteliul tubular distal și al tubului colector este impermeabil față de apă și aceasta nu se mai reabsoarbe; ca urmare, lichidul tubular își păstrează hipotonicitatea ce o avea la ieșirea din ansa lui Henle și chiar și-o accentuează prin extrusia activă de ioni; uneori osmolaritatea urinei finale poate să fie de 10 ori mai joasă decît aceea a plasmei singelui. Astfel se elimină o urină finală diluată și la un volum însemnat.

În cursul unei stări de deshidratare, cînd nivelul ADH circulant este ridicat, epiteliul tubular distal și cel colector devine permeabil pentru apă; lichidul tubular devine izosmotric raportat la lichidul interstițial cortical corespunzător: transferul activ de sodiu continuă, ca și difuziunea apei, ceea ce duce la micșorarea volumului; la trecerea în lungul tubului colector lichidul se concentrează prin difuziunea apei în mediul interstițial medular și capilarul hipertonic; osmolaritatea urinei poate să depășească 1200 mOsm/l, ceea ce reprezintă de 4 ori pe aceea a plasmei sanguine; astfel se elimină o urină finală concentrată și la un volum neînsemnat.

Rezultă din cele de mai sus că reabsorbția la nivelul tubular distal și a tubului colector reprezintă un mecanism regulator al volumului de apă și al cantității de săruri ce se elimină prin sistemul excretor renal.

Ansa lui Henle și mecanismul concentrării sau diluării urinei. Multă vreme s-a considerat că funcția principală a ansei lui Henle, în cadrul sistemului tubular renal, era aceea de a concentra lichidul tubular formînd urina hipertonică față de plasma sanguină și aceasta în strînsă dependență cu concentrația ADH circulant,

care stimula reabsorbția activă de apă la nivelul anselor.

Studiile de micropuncții realizate la șobolani au arătat însă că niciodată lichidul tubular recoltat la trecerea din capătul distal al ansei nu era hipertonic, ci hipotonic sau cel mult izotonic. De asemenea, este dovedit că mișcarea apei între tubul urinifer și lichidul interstițial se face printr-o difuziune pasivă, în ambele sensuri. Cînd lichidul tubular trece de-a lungul ramurii subțiri descendente a ansei, apa difuzează către lichidul interstițial hipertonic al medulei interne (fig. 271), iar sodiul difuzează către interiorul tubular; astfel volumul lichidului tubular se micșorează și osmolaritatea lui crește pe măsură ce se apro-

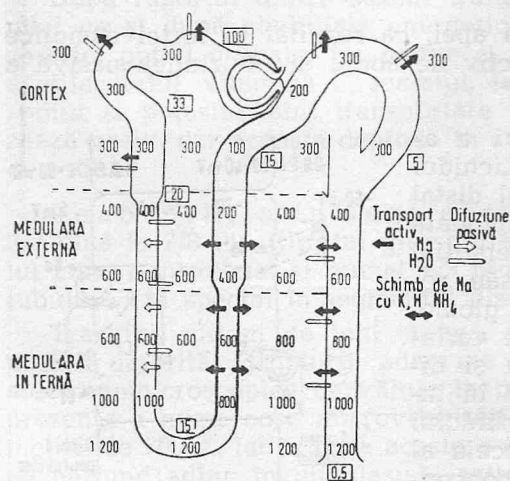


Fig. 271. Schimburile pasive și active de apă și ioni prin nefron. Concentrațiile lichidelor sînt date în mOsm/l; cifrele mari încadrate reprezintă estimările în procente din ceea ce rămîne din filtratul glomerular la fiecare nivel al tubului (după R. Pitts).

pie de curbura ansei. În ramura ascendentă largă, epiteliul fiind impermeabil pentru apă iar sodiul fiind reabsorbit în plasma interstițială, lichidul tubular se diluează astfel că la intrarea în tubul distal este deja izosmotic sau chiar hipotonic.

În această situație, ansa lui Henle apare ca un mecanism de asigurare a unui echilibru osmotic între lichidul tubular și sânge. La baza acestui mecanism stă un proces care a fost numit „contracurent multiplicator de concentrație”, imaginat și formulat pentru prima dată de K u h n (1942).

Secreția tubulară. Secreția tubulară renală asigură transportul unor substanțe din lichidul peritubular în lumenul tubular, ca și eliminarea în acesta a unor produși ce apar în economia internă a celulelor epitelului tubular. Unele din substanțele care sînt supuse acestui proces sînt eliminate și prin filtrare glomerulară (de exemplu, creatinina).

Sînt secretate normal prin acest mecanism hipuratul, glucuronatul, esterii fenolici etc., ca și unele substanțe administrate de la exterior (penicilina, roșu fenol, sulfamide etc.).

Probabil că prin acest mecanism sînt eliminate și o seamă de substanțe toxice neidentificate încă, ce se află la concentrații foarte joase în lichidele corporale.

Întregul mecanism excretor renal de formare a urinei finale poate fi reprezentat schematic ca în figura 272.

Travaliul renal și consumul energetic. Travaliul renal este enorm. Filtrarea celor 135—160 litri de lichid glomerular (la un om adult de talie medie) necesită un debit sanguin renal de 850—2500 litri în 24 ore sau 1200 ml/min. Ținînd seama de faptul că lichidul extracelular este de 14 litri, iar cel plasmatic de 3,5 litri, înseamnă că acestea revin cam de 100 de ori în circuitul renal în 24 de ore.

Reabsorbția celor 1000—1200 g de clorură de sodiu, 500 g bicarbonat de sodiu, 250 g glucoză, 100 g aminoacizi liberi, 4 g vitamină C la nivelul tubular, reprezintă un travaliu enorm. Acest lucru se reflectă și în costul metabolic al sistemului renal: deși rinichii reprezintă doar 0,5% din greutatea unui om, ei consumă 8% din oxigenul utilizat de acesta în repaus (adică 20 ml O₂/min). Din acesta 3/4 sau chiar 5/6 revine reabsorbției tubulare.

La cîine, consumul de oxigen renal este de 4—6 μM/min/g. Dacă prin reducerea presiunii arteriale filtrarea glomerulară încetează, con-

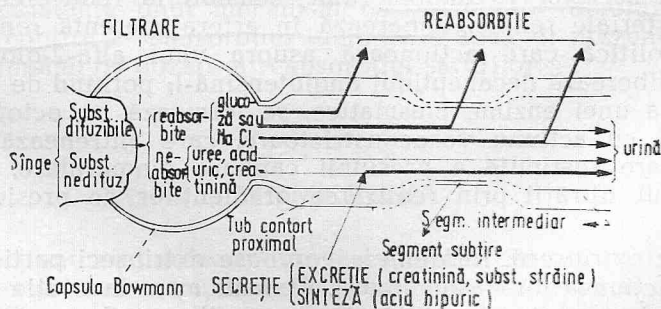


Fig. 272. Mecanismul general de formare a urinei (după G. Brèsse).

sumul de oxigen scade la 1,0—1,5 $\mu\text{M}/\text{min}/\text{g}$. Numai costul energetic al reabsorbției sodiului este de 1 μMO_2 pentru 24—28 μM sodiu reabsorbit.

Integrarea și reglarea funcției renale. Pornind de la constatarea că, chiar și după transplantarea rinichiului la gât, formarea urinei nu este oprită, unii fiziologi au conchis că activitatea excretorie renală este posibilă și în afara influențelor nervoase și hormonale extrinseci, adică pentru activitatea excretorie renală sînt suficiente doar elementele proprii.

Dacă această concluzie poate fi considerată valabilă în ceea ce privește funcționarea de repaus a sistemului excretor renal, ea nu poate fi considerată satisfăcătoare pentru înțelegerea modului în care mecanismul renal este integrat în sistemul unitar al organismului.

Din analiza modului său de funcționare reiese că sistemul excretor renal realizează următoarele sarcini în economia fiziologică a unui animal: a) asigură eliminarea produșilor de catabolism, cu precădere a acelor azotați; b) reprezintă principalul mecanism ce participă la menținerea homeostaziei osmotice și ionice a mediului intern; c) împreună cu sistemul respirator alcătuiesc mecanismul biologic de bază ce asigură homeostazia pH-ului mediului intern; rinichii sînt capabili să formeze amoniac din aminoacizii singelui, care este apoi legat de acizii liberi din sărurile de amoniu ce se elimină prin urină — fenomenul este cu atît mai intens cu cît concentrația ionilor de hidrogen este mai mare în sînge; de asemenea, fosfații bibazici pot fi schimbați în fosfați acizi în lumenul tubului urinifer și eliminați ca atare la exterior, iar sodiul este reabsorbit sub formă de bicarbonat, mărindu-se astfel rezerva alcalină a singelui; d) este unul din regulatorii cei mai eficienți ai debitului circulator în diferitele arii vasculare.

Mecanismul integrării și al reglării funcționării sale este complex. Se poate vorbi despre: un sistem regulator propriu — o autoreglare; un sistem regulator extrinsec. Și într-un caz și în celălalt reglarea privește: a) debitul filtrării glomerulare; b) reabsorbția apei; c) reabsorbția sărurilor și secreția.

Autoreglarea — asigură ajustarea debitului sanguin glomerular, ca și filtrarea la parametri normali, independent de nervii renali și hormonii extrinseci.

Aparatul secretor juxtaglomerular, sensibil la reducerea presiunii sanguine arteriale renale, eliberează în artera aferentă *renina*, o enzimă proteolitică care acționează asupra unei alfa-2-globuline din plasmă și eliberează decapeptidul angiotensină-1; pornind de la aceasta, sub acțiunea unei enzime plasmatice, se formează un octopeptid, angiotensina-2 cu acțiune vasoconstrictoare, care antrenează o mărire compensatoare susținută a presiunii capilare glomerulare, menținînd astfel nivelul filtrării prin realizarea gradientilor de presiune corespunzători.

Reglarea extrinsecă. Influențele nervoase extrinseci participă la reglare prin acțiunea lor vasomotoare. Rinichii au o inervație vegetativă simpatică prin nervii splanhnici și plexusurile renale a căror acțiune vasoconstrictoare diminuează debitul urinar. De asemenea, ei primesc

și influențe parasimpatice vagale tot prin plexusurile renale; acțiunea vasodilatatoare a acestora determină tot o diminuare a debitului urinar ca urmare a micșorării presiunii de filtrare.

Ținând seama de faptul că debitul circulator renal are o valoare medie de 1200 ml sânge/min (aproximativ $1/4$ la $1/5$ din debitul cardiac), rinichii apar ca un rezervor sanguin care, prin interacțiunea mecanismului nervos extrinsec vasoconstrictor și a celui propriu de autoreglare, poate „furniza” o cantitate suplimentară de sânge unor organe vitale în plină solicitare funcțională fără ca excreția să fie afectată.

Influențele hormonale. Ablația lobului posterior al hipofizei sau leziuni ale acestuia ca și a centrilor hipotalamici învecinați, determină o poliurie considerabilă; dimpotrivă, injectarea de extract posthipofizar ameliorează această stare, manifestînd deci o acțiune antidiuretică. Este vorba despre octopeptidul neurohipofizar secretat de către unii neuroni din nucleii supraoptici și paraventriculari ai hipotalamusului și eliminați în sângele ce irigă hipofiza posterioară — vasopresina — cu principiul ei antidiuretic, ADH. Secreția acestuia este îndusă de către variațiile presiunii osmotice ale sîngelui, recepționate de osmoreceptori ca și de către variațiile de volum recepționate de către voloreceptorii hepatici. Hormonul favorizează reabsorbția apei la nivelul tubului contort distal și al tubului colector.

Reabsorbția tubulară proximală și distală a ionilor, în special a celor de sodiu, fosfat și bicarbonat, este reglată de către mineralocorticoizii și aldosteronul corticalei suprarenale. Astfel utilizîndu-se tehnica micropuncției s-a putut dovedi că la șobolanii suprarenalectomizați, reabsorbția sodiului era net diminuată (comparativ cu martorii): după injectarea de aldosteron, reabsorbția se relua normal, după o latență de 30—60 minute.

— Parathormonul și calcitonina reglează excreția renală a calciului.

— Hormonul somatotrop favorizează filtrarea glomerulară.

Reglarea sistemului excretor renal prin mecanismul hormonal extrinsec se poate urmări și în figurile 276 și 277.

Privind în general, sistemul excretor renal al mamiferelor, putem sublinia unele particularități ale lui și anume: a) perfecționarea unui sistem de filtrare glomerulară la presiune înaltă, ce funcționează cu maximum de randament; b) dezvoltarea unui mecanism multiplicator de contracurent, cu ajutorul căruia poate recupera apa, concentrînd urina; c) existența unui mecanism osmoregulator hipotalamo-posthipofizar de control a reabsorbției tubulare a apei; d) prezența unui mecanism hormonal de dozare a reabsorbției sărurilor.

8.2. MICȚIUNEA

Prin micțiune se înțelege eliminarea urinei din vezica urinară, prin uretră, la exteriorul corpului. Pe măsură ce se formează în lumenul tubului urinifer și al canalului colector, urina trece în bazinet. De aici trece în vezica urinară, prin uretere, datorită mișcărilor peristaltice

pe care le efectuează acestea, mișcări cu o frecvență de 1—5/min. și cu o viteză de înaintare de 2,0—2,5 cm/min. În diurezele intense și activitatea motoare a ureterelor este intensificată.

Vezica este un organ cavităar, în peretele căruia fibrele musculare netede sînt dispuse în trei straturi: două straturi longitudinale și unul central, circular. Cele două uretere se deschid în apropierea gîtului vezicii, simetric față de planul median și oblic față de peretele vezical, împiedicîndu-se prin aceasta refluxul urinei în uretere atunci cînd vezica se umple. La gîtul vezicii urinare este un sfîcter muscular — *sfîcterul vezical intern*, care oprește ieșirea urinei din vezică în uretră și de aici la exterior; la bărbați, pe traiectul uretrei se mai află încă un *sfîcter uretral*, care la femei lipsește. Atît peretele vezicii cît și sfîcterul au o inervație dublă: parasimpatică și simpatîcă. Elementele parasimpatice își au originea în măduva sacrală, în segmentele 2 și 3, iar elementele simpatice își au originea în măduva lombară în segmentele 1, 2 și 3 (fig. 273).

Fibrele parasimpatice vin pe traiectul nervului pelvian iar cele simpatice pe traiectul nervului hipogastric (după ce străbat ganglionul mezenteric inferior). Impulsurile parasimpatice determină, la vezică, contractarea peretelui muscular, iar la sfîctere relaxarea celui intern. Impulsurile venite prin fibrele simpatice determină relaxarea peretelui muscular și contractarea sfîcterului intern. De asemenea, atît de pe peretele vezicii urinare cît și de la sfîctere pornesc influxuri excitatoare, în special pe calea nervilor pelvieni, la măduva spinării, în segmentele de origine ale acestora. Impulsurile excitatoare sînt însă conduse mai departe în trunchiul cerebral pînă la scoarța emisferelor unde la om apare senzația specifică: „nevoia de micțiune”. Între centrii medulare și cei superiori cerebrali, se interpune un sistem de structuri, la diferite niveluri ale trunchiului cerebral, cu acțiune pozitivă sau negativă asupra reflexului de micțiune, așa cum se poate vedea în figura 273.

Micțiunea este — după modul de realizare a ei — un act reflex complex, în desfășurarea căruia se pot distinge două momente importante: a) umplerea vezicii urinare; b) golirea vezicii urinare.

Umplerea vezicii urinare se face sub influența impulsurilor simpatice care mențin o stare de relaxare a peretelui muscular al vezicii și contractarea sfîcterului intern.

Vezica fiind un organ cavităar, volumul ei interior crește pe măsură ce se acumulează aici urina venită prin cele două uretere, fără ca prin aceasta să crească prea mult tensiunea.

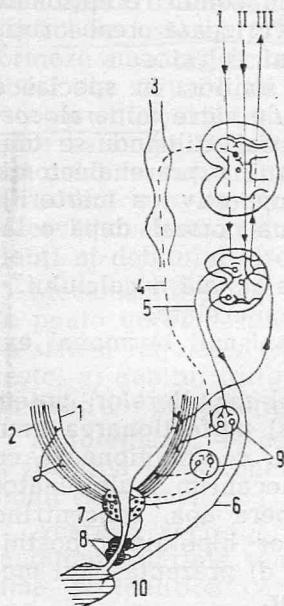


Fig. 273. Mecanismul micțiunii:

1 — mucoasa; 2 — musculară; 3 — ganglioni simpatici paravertebrali; 4 — nervul hipogastric; 5 — nervul pelvic; 6 — nervul rușinos; 7 — sfîcter intern; 8 — extern; 9 — plex vezical; 10 — mușchi bulbocavernosi; 1 — căile de la scoarța cerebrală la centrul vezical medular; II — căile actelor voluntare care influențează activitatea sfîcterelor extravezicale; III — căile sensibilității vezicale (după N. Șanta și P. Jitariu).

nea peretelui său muscular. Numai atunci cînd gradul de umplere atinge un anumit nivel — la om, atunci cînd s-au acumulat în interiorul ei cca 300—400 cmc urină — tensiunea peretelui crește aproape brusc, se excită receptorii vezicali care descarcă influxuri excitatoare spre măduva spinării și de aici (fig. 273) prin axul nervos central pînă la scoarță.

Golirea vezicii urinare — micțiunea propriu-zisă — se efectuează prin activitatea unui întreg sistem efector ce cuprinde elemente proprii ale aparatului excretor și altele auxiliare.

Influxurile eferente, elaborate în centrul medular sacral, pe calea nervilor pelvieni ajung la mușchiul detrusor determinînd contracția acestuia: cînd presiunea în interiorul vezicii atinge 20—40 cm de apă, sfincterul vezical intern se relaxează, tonusul mușchiului striat al sfincterului extern este inhibat prin inhibarea acțiunii nervului rușinos, iar vezica începe să se golească. Reflexul este întărit de către influxurile senzitive ce iau naștere în tractul urinar însuși în timpul scurgerii urinei. Concomitent s-a produs contracția mușchilor abdominali și ai planșeului pelvian, imobilizarea mușchiului diafragm și a peretelui toracic.

Tabelul 21

Stimulii naturali ai reflexului micțiunii

Stimul	Căi aferente	Căi eferente	Răspunsuri
Distensie vezicală	N.plevian	N.pelvian	Contracție detrusor
Distensie vezicală	N.pelvian	N.rușinos	Relaxare sfincter extern
Distensie vezicală	N.pelvian	N.pelvian	Relaxare sfincter intern
Lichid în uretră	N.rușinos	N.rușinos	Relaxare sfincter extern
Lichid în uretră	N.rușinos	N.pelvian	Contracție detrusor
Distensie uretră posterioară	N.hipogastric	N.hipogastric	Contracție detrusor

Actul complex al micțiunii, ale cărui momente principale pot fi prezentate ca în tabelul 21, se află permanent supus unor influențe facilitatoare și inhibitoare, cu originea într-o serie de centri dispuși în trunchiul cerebral: sensul acțiunii lor s-a putut stabili prin numeroase experiențe de secționare a axului nervos la diferite niveluri ale acestuia (fig. 274).

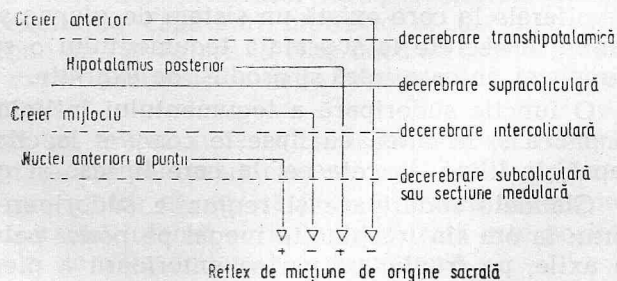


Fig. 274. Influențe ale structurilor superioare asupra activității reflexului de micțiune medular (după R. Pitts).

Datorită existenței acestor centri, în realizarea reflexului micțiunii la om participă concomitent activități autonome și activități voluntare; în funcție de informațiile primite de la sistemul de exteroreceptori, ca și de la receptorii vezicali, cortexul cerebral poate declanșa sau poate inhiba actul micțiunii.

8.3. SISTEME EXCRETOARE EXTRARENAL

Mecanisme de excreție extrarenale. În afara mecanismului secretor renal, la vertebrate ca și la nevertebrate, întâlnim o serie de mecanisme extrarenale secundare — ajutătoare. Unii din produșii rezultați în procesele de catabolism ale organismului uman și animal se elimină fie prin plămîni, fie prin branhii, fie prin intestin, fie prin tegument.

Prin plămîni se elimină vaporii de apă, bioxid de carbon și în cazurile speciale, anestezicii volatili; de asemenea, prin plămîni se poate elimina și alcoolul.

Prin branhii se elimină bioxidul de carbon, sărurile monovalente, la teleosteenii marini, uree și mai ales amoniac, 70% din N amoniacal, la teleosteenii dulcicoli.

Prin intestin se pot elimina săruri minerale și apă.

8.3.1. SISTEMUL TEGUMENTAR

La vertebratele inferioare, pești și batracieni, prin tegument se elimină la exterior apă și săruri minerale în cantitate mică; la pești se pot elimina chiar unele substanțe azotate de catabolism (uree și amoniac); la batracieni — la broasca comună de apă — se elimină cea mai mare parte a bioxidului de carbon rezultat din metabolism.

La reptile, năpîrlirile asigură și eliminarea unor cataboliți acumulați în tegument.

La vertebratele superioare, la păsări și mamifere, în diferite formațiuni tegumentare (unghii, lînă, păr, pene) se depun și o serie de produși de catabolism azotați, care sînt apoi eliminați la exterior odată cu eliminarea acestora.

Funcția secretoare a tegumentului este bine dezvoltată la om și la mamiferele la care există un sistem de *glande sudoripare*, care sînt capabile să secrete la suprafața tegumentului o sudoare cu o compoziție complexă, în care intră și produși de excreție.

O funcție sudoripară a tegumentului întâlnim la om, la cal, la bou, la pisică și la căței; ea lipsește complet la cîinele adult, la iepure, la capră, la liliac, la cetacee, la care lipsesc și glandele sudoripare.

Glandele sudoripare și regiunile sudoripare sînt răspîndite neuniform: la om sînt răspîndite inegal pe podul palmei, pe talpa piciorului, la axile, pe frunte, pe partea anterioară a pieptului; la bou și la cal

sînt răspîndite pe toată suprafața corpului; la pisică și la căței se află răspîndite numai în pulpa degetelor, acolo unde tegumentul nu este acoperit de păr.

Sudoarea este un lichid clar, incolor, cu gust sărat și cu miros caracteristic, datorită acizilor grași volatili pe care-i conține. Reacția ei este, în general, acidă sau neutră; sudoarea axilelor este însă alcalină. Conține 98,99% apă, 0,6—1,0% săruri minerale (0,5% clorură de sodiu, urme de sulfați alcalini și fosfați) și 0,3—1,0% substanțe organice (0,1 uree, urme de albumină, acizi grași volatili și grăsimi neutre).

Secreția de sudoare este continuă; pe măsura formării în ghemul glandei sudoripare este împinsă în canalul excretor pînă la nivelul epidermei, iese la suprafața tegumentului prin porii excretori, unde se evaporă imediat. Chiar și atunci cînd la suprafața tegumentului nu se pot observa picăturile de sudoare, secreția ei nu este întreruptă. Fenomenul acesta de sudație foarte ușoară, insensibilă, a fost numit fenomen de perspirație insensibilă (Mayer și Nichita).

Cantitatea de sudoare secretată zilnic este destul de mare; 600—900 cm³; ea poate însă să crească chiar și de 10 ori în cursul unui efort fizic intens.

Factorii care pot intensifica secreția de sudoare sînt: a) creșterea temperaturii ambiante, mai ales în anotimpul călduros sau în camerele supraîncălzite; b) în urma unui travaliu muscular intens, cînd temperatura corpului tinde să se ridice peste valoarea mijlocie normală; c) sub acțiunea unor influențe psihice (frică, mînie etc.); d) în anumite stări patologice (în dispnee, în asfixie, în agonie etc.).

Mecanismul secreției de sudoare este un mecanism reflex, declanșat de excitarea receptorilor termici de la suprafața corpului sau din interiorul diferitelor organe, ori de influențe directe ce vin de la centrul termoreglării din hipotalamus sau din diferiți centri corticali.

Sudația normală, obișnuită, este întotdeauna însoțită de o vasodilatație tegumentară; uneori însă se poate produce sudația și în lipsa vasodilatației și chiar în timpul unei vasoconstricții (transpirația rece din timpul emoțiilor). Aceasta arată că nervii sudoripari nu sînt identici cu nervii vasomotori (vasodilatatori). În sprijinul acestei afirmații se pot aduce o serie de date experimentale. La o pisică se secționează nervul sciatic de la piciorul stîng posterior; apoi animalul este introdus într-o etuvă la 40°C. Se constată sudația intensă la toate cele trei picioare, afară de piciorul stîng posterior (acum apar picături de sudoare la pulpa degetelor). Dacă acum la pisica scoasă din etuvă se excită capătul periferic al nervului sciatic secționat, se constată apariția de sudoare și la pulpa degetelor piciorului stîng posterior: sudația aceasta obținută prin excitarea capătului periferic al nervului sciatic secționat se obține timp de cîteva ore la rînd dacă se excită aceasta de repetate ori — este vorba deci de o sudație adevărată și nu de expulzarea sudorii preformate.

Cu toate că, așa cum am arătat mai sus, sudația este un fenomen separat de vasodilatație — un fenomen care se realizează printr-un mecanism nervos propriu — între ele există însă o strînsă interdependență: o sudație (o transpirație) intensă și de lungă durată este posibilă numai dacă este însoțită și de o vasodilatație tegumentară.

Fibrele excito-sudorale sînt conținute, în general, în principalele trunchiuri nervoase: pentru membrele inferioare (posteroare) sînt cuprinse în nervii sciatici; pentru membrele superioare (anterioare), în nervii median și cubital; pentru cap nervii facial și trigemen. Ele ies din măduva spinării prin rădăcinile anterioare ale nervilor rahidieni, prin ramurile comunicante trec în trunchiurile simpatice, apoi tot prin ramurile comunicante se alătură din nou trunchiurilor nervoase arătate mai sus.

Pe lîngă importanța sa în realizarea funcției excretoare la mamifere și la om, secreția de sudoare a tegumentului mai joacă un rol important în reglarea temperaturii corpului și, în general, în menținerea funcțională a tegumentului.

9.

METABOLISMUL

Schimbul permanent de materie și energie dintre organismul viu și mediul său de viață — trăsătură esențială și condiție de bază a vieții — implică incorporarea substanțelor nutritive și a oxigenului, prelucrarea lor pînă la solubilizare și absorbție, ca și eliminarea unor substanțe neutilizabile, prin sistemele fiziologice care au fost analizate deja, ale circulației, digestiei, respirației și excreției.

Momentul esențial însă al acestui schimb îl constituie utilizarea substanțelor asimilate în economia celulară, fie la autoreînnoirea permanentă a structurilor proprii, fie la menținerea nivelului ridicat al energiei libere de funcționare — aceasta constituie dealtfel esența metabolismului.

În interiorul protoplasmei vii au loc în permanență transformări structurale și energetice: procese de clădire de substanță proprie, idiogenă — *anabolism*, concomitent cu altele de desfacere — *catabolism*. Ambele procese se desfășoară într-o interdependență și condiționare așa de strînsă încît formează, în realitate, două aspecte — laturi contrarii ale procesului unitar: *metabolismul*.

Pentru studiul și cunoașterea lor, în scop didactic, se consideră transformările structurale ale substanțelor ca făcînd obiectul *metabolismului intermediar*, iar cele privitoare la dinamica energiei ce le însoțește, ca făcînd obiectul *metabolismului energetic*. Este însă evident și clar că orice modificare a structurii substanțelor ce fac obiectul metabolismului este însoțită de o variație a nivelului ei energetic și invers, orice variație energetică este rezultatul unei schimbări în structura purtătorului ei material.

9.1. METABOLISMUL INTERMEDIAR

9.1.1. METABOLISMUL APEI ȘI SĂRURILOR MINERALE

9.1.1.1. Metabolismul apei

Apa intră ca unul dintre componenții principali permanenți în alcătuirea protoplasmei vii și a corpului animalelor și omului, în proporție medie de 65%. Gradul de hidratare al diferitelor animale este diferit, el fiind mai ridicat la cele acvatice, în general, decît la cele terestre, mai ridicat la cele cu o organizație mai simplă, decît la cele ce se află pe treptele mai înalte ale scării zoologice.

Chiar la același animal, gradul de hidratare al diferitelor țesuturi este diferit. Astfel, la om oasele conțin 25% apă, mușchii 75%, iar țesutul adipos abia 10%. De asemenea, în cursul dezvoltării ontogenetice are loc o schimbare și a gradului de hidratare: la copii este mai mare decît la adulți și la aceștia este mai mare decît la bătrîni.

Cînd vorbim despre apa din organism, nu ne gîndim numai la apa din lichidele și umorile acestuia, ci avem în vedere și apa ce intră în alcătuirea sistemelor heterogene din membrane, protoplasma și nucleul celular.

Sectoarele hidrice ale organismului. Cei 42 litri de apă (60% din greutatea corpului) cît se află în corpul unui om de 70 kg, sînt repartizați astfel: 40% este apa intracelulară (28 litri), iar 20% este apa extracelulară (14 litri); sectorul extracelular la rîndul lui cuprinde apa plasmatică ce măsoară cam 3,5 litri și apa interstițială de 10,5 litri. Între aceste sectoare există un schimb permanent, atît de apă cît și de substanțe solvate.

Tranzitul de apă al corpului. Zilnic, un om elimină în mediul exterior 2,5 litri de apă din care 1,5 litri sub formă de urină, 0,7 litri prin transpirație, 0,1 litri prin plămîni cu aerul expirat, 0,2 litri odată cu fecalele, fără ca prin aceasta corpul să se deshidrateze. Eliminarea zilnică a celor 2,5 litri de apă este asigurată prin introducerea, tot zilnică, a 2,5 litri de apă, fie sub forma de apă potabilă și băuturi, fie prin alimentele ingerate (fig. 275).

Ar fi greșit să credem că apa care se elimină zilnic este aceeași cu apa care se ingeră în aceeași zi. În organism apa, ca și toate celelalte elemente, este într-o continuă mișcare, chiar și apa de constituție din țesutul osos sau cel adipos; putem spune că organismul este străbătut în permanență, pînă în cele mai profunde celule ale sale, de un curent continuu de apă care poartă solvate atît substanțele alimentare cît și oxigenul, precum și produșii de catabolism pe care-i antrenează spre exterior. Circuitul acesta continuu de apă în corp este „circuitul general al apei în organism” sau „tranzitul de apă al organismului”.

Mărimea, ca și intensitatea circulației apei în corpul animalelor, este foarte diferită de la o specie la alta și aceasta în strînsă dependență de condițiile mediului înconjurător. În general, tranzitul de apă al animalelor acvatice-dulcicole este cel mai mare. Astfel, lipitoarea

Hirudo medicinalis elimină o urină hipotonică, în cantitate foarte mare; raportat la talia unui om de 65 kg ar fi de 30—40 litri în 24 de ore; peștii teleosteeni dulcicoli elimină, de asemenea, o cantitate mare de urină hipotonică și anume 100—300 ml/cg/24 h, ceea ce pentru un om de 75 kg ar reveni 6,18 litri. Cel mai mic tranzit de apă îl au insectele, reptilele și păsările.

Apa în corpul omului se reînnoiește complet în 29 de zile; în acela al broaștei în 3 zile; în al rîmei în 5 zile; în amibă în 5 ore.

Spre deosebire de tranzitul general al apei în organism, se poate vorbi despre așa-numitele tranzite locale sau circuite locale, care se fac la nivelul diferitelor organe. Astfel, vorbim despre un tranzit bucal, realizat de secreția salivei; un tranzit gastric, hepatic, pancreatic etc. Tranzitul general rezultă din integrarea tuturor tranzitelor locale, nu din sumarea aritmetică a acestora. Astfel, numai tranzitele locale digestive sumează aproximativ 9 litri de apă față de tranzitul general al corpului care este, cum am văzut, numai de 2,5 litri (fig. 275). Aceasta înseamnă că de la intrarea și pînă la ieșirea din corp, apa intră în mai multe circuite locale.

Tranzitul de apă al organismului încetează numai atunci cînd încetează și activitatea vitală a celulelor. Chiar atunci cînd unele animale trăiesc într-un mediu extern aproape complet uscat există un tranzit de apă. Așa, molia de făină (*Tenebrio molitor*) poate trăi într-o făină complet uscată, dar și în aceste condiții ea elimină la exterior o anumită cantitate de apă ce a rezultat în cursul proceselor de metabolism glucidic — este o apă de origine internă, endogenă. Apa endogenă, rezultată în procesele de catabolism celular, la mamifere și la om, este de aproximativ 350 ml/24 h.

Cum toate procesele de metabolism se petrec în interiorul celulelor, în soluții apoase complexe, este ușor de înțeles că intensitatea și calitatea acestora depinde într-o mare măsură de mărimea tranzitului de apă, lucru ce devine extrem de evident în cazul metabolismului protidic.

Dintre factorii ce pot influența într-o măsură însemnată circuitul apei în organism sînt, în primul rînd, sărurile solvate și în special, sărurile minerale.

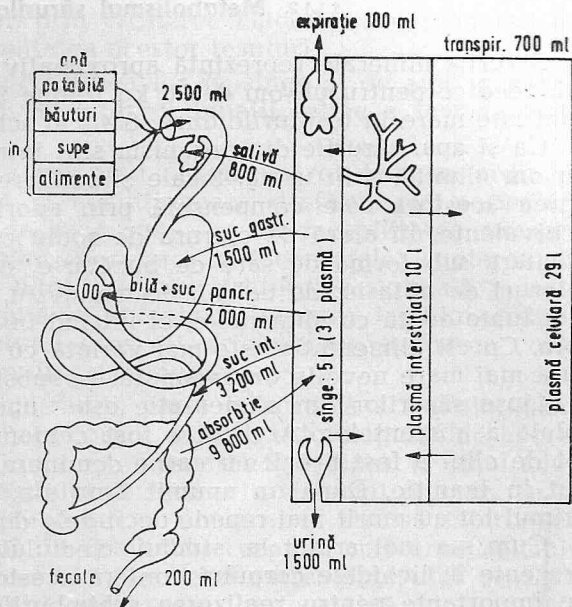


Fig. 275. Schema tranzitului de apă.

9.1.1.2. Metabolismul sărurilor minerale

Sărurile minerale reprezintă aproximativ 4,7% din greutatea corpului, ceea ce pentru un om de 70 kg revine 3 kg. Ele sînt repartizate în cantitate mare în ţesuturile dure: 83% în schelet şi 17% în rest.

Ca şi apa, sărurile din organism sînt într-un circuit continuu: zilnic un om elimină prin urină, fecale şi sudoare cam 25 g de săruri. Pierderea acestora este compensată prin aportul zilnic al unei cantităţi echivalente. În afară de clorura de sodiu care se adaugă la raţia alimentară sub forma de sare de bucătărie, celelalte substanţe minerale (cloruri de potasiu, de calciu, de magneziu, fosfaţi, sulfaţi, ioduri etc.) sînt luate odată cu alimentele, el intrînd în compoziţia chimică a acestora. Cu cît alimentaţia este mai variată cu atît sînt satisfăcute în măsură mai mare nevoile organismului în substanţe minerale.

Lipsa sărurilor din alimentaţie este suportată mai greu decît lipsa totală a alimentelor. Aceasta a fost demonstrată în felul următor: un lot de cîini a fost hrănit cu carne demineralizată, iar un alt lot s-a ţinut în inanitie. După un anumit timp s-a constatat că animalele din primul lot au murit mai repede decît cele din lotul al doilea.

Cum s-a mai arătat la studiul mediului intern, sărurile minerale prezente în lichidele corpului conferă acestora două proprietăţi extrem de importante pentru realizarea schimburilor între diferitele sectoare hidrice şi calitatea reacţiilor metabolice: concentraţia moleculară totală şi echilibrul ionic.

Acţiunea sărurilor minerale este extrem de variată şi complexă.

Na, K, Ca şi Mg. Ioni de Na, K, Ca şi Mg se găsesc în organism sub formă de cloruri, carbonaţi, fosfaţi şi sulfaţi. De asemenea, ei mai intră şi în constituţia moleculelor proteice. Prin acţiunea antagonistă sau sinergică asupra ţesuturilor, alcătuiesc un complex de factori importanţi pentru activitatea vitală.

K şi Mg se găsesc mai ales în interiorul celulelor, în citoplasmă, iar Na şi Ca în lichidul extracelular. Raportul cantitativ dintre aceşti ioni în sînge şi în celelalte lichide ale corpului se menţine constant pe baza aportului zilnic de la exterior.

După acţiunea lor asupra ţesuturilor se grupează: de o parte K şi Na, de cealaltă, Ca şi Mg. Primii favorizează inhibiţia ţesuturilor, pe cînd ultimii o micşorează. Potasiul şi sodiul excită sistemul neuromuscular, pe cînd calciul şi magneziul îl inhibă, toate fiind considerate în concentraţia normală din sînge. Efectul ionilor de K şi Na asupra inimii şi asupra intestinului este asemănător cu acela al excitării vagului, iar efectul Ca şi Mg este asemănător cu acela al excitării simpaticului.

În general, se poate spune că efectul ionilor bivalenţi este antagonist celui al ionilor monovalenţi, excitabilitatea ţesuturilor fiind strîns legată de valoarea raportului dintre ei.

$$\frac{K^{+} + Na^{+}}{Ca^{2+} + Mg^{2+}} = \text{constant}$$

Creşterea raportului, fie prin micşorarea calciului, fie prin mărirea potasiului, are drept urmare creşterea excitabilităţii unor ţesuturi; dim-

potrivă, scăderea raportului, prin creșterea calciului sau scăderea potasiului, micșorează excitabilitatea acestor țesuturi.

Asimilarea acestor ioni, creșterea lor în sânge și de aici în celule, precum și eliminarea lor în diferite combinații saline a fost analizată în alte capitole.

În constelația minerală a mediului intern, un rol de prim ordin revine calciului care asigură și condiționează desfășurarea normală a multor procese fiziologice de bază cum sînt: permeabilitatea membranelor, funcționarea sistemelor energetice mitocondriale, cuplarea excitației și a contracției în miofibrile, excitabilitatea normală a sistemului neuromuscular, coagularea sîngelui, digerarea laptelui, osificarea și mineralizarea scheletului osos al vertebratelor, formarea cochiliei moluștelor și a crustei multor artropode etc.

Tranzitul permanent al calciului, parte integrantă a fluxului general de săruri și apă ce străbate corpul animal, este asigurat de aportul zilnic de calciu alimentar din care se absoarbe intestinal, la omul adult, 200—300 mg; eliminarea calciului se face prin sistemul digestiv în fecale sau prin cel excretor în urină și sudoare, în strînsă interdependență cu aceea a fosforului. În interiorul corpului mișcarea calciului între mediul circulant extracelular, pe de o parte, și țesutul osos sau mediul intracelular, pe de altă parte, este foarte activă.

În mediul interior al organismului și în special în plasma sîngelui, calciul se află sub următoarele stări: calciul liber sau calciul ioni, 5,9—6,5 mg/100 ml plasmă sau 65% din calciul total este cel mai mobil; calciul legat de albuminele și globulinele plasmatice — proteinațul de calciu; calciul sub forma de complexe difuzibile, cantitatea cea mai mică.

Deși aportul alimentar, cît și eliminarea calciului variază între limite destul de largi, dependent de o serie de factori, totuși calcemia se menține la un nivel foarte constant de 10 mg/100 ml plasmă (valorile extreme normale pot fi cuprinse între 8,8—10,7); acest fapt este rezultatul funcționării unui mecanism regulator complex în cadrul căruia rolul determinant revine cuplului de hormoni antagoniști: hormonul paratiroidian (HPT) — hipercalcemiant și hormonul calcitonină (HCT) — hipocalcemiant. Acțiunea lor privește trei sisteme funcționale: fixarea calciului în oase [HPT(-); HCT(+)], eliminarea Ca^{2+} prin tubul digestiv [HPT(-); HCT(+)] și eliminarea calciului prin rinichi [HPT(-); HCT(+)] (v. fig. 31).

Fe, Cu, Mn, intră în compoziția pigmentilor respiratori sau a unor diastaze, ca elementele active ale acestora, așa cum s-a arătat în numărâte locuri.

Cl, B, I, PO_4 și SO_4 se întîlnesc constant în organismul animal. Cl, sub forma de cloruri, dă concentrația osmotică a mediului interior; I, intră în compoziția hormonilor tiroidieni; PO_4 , sub formă de săruri mono- sau disodice ori dipotasice, intervine în menținerea constantă a pH-ului; sub formă de fosfat de calciu îl întîlnim în substanța minerală a oaselor; de asemenea, intră în compoziția substanțelor macroergice de tipul ADP, ATP și CP, ca și în aceea a nucleotidelor acizilor nucleici, cu toate implicațiile metabolice și biologice ale acestora; CO_3

sub formă de carbonat de calciu este prezent în oase, sub formă de carbonat mono- sau disodic participă la realizarea funcției respiratorii a sîngelui, ca și la menținerea pH-ului, constituind rezerva alcalină a sîngelui etc.

9.1.1.3. Integrarea și reglarea circuitului apei și sărurilor

În condițiile normale de viață a animalelor și omului, mărimea circuitului general al apei și sărurilor în organism este determinată de dinamica a doi parametri: 1) *volumul lichidului extracelular* și 2) *osmolaritatea lichidului extracelular*.

La un om de 70 kg sodiul total reprezintă în medie 60 mEq/kg de greutate-corp, potasiul 42 mEq, clorul 33 mEq, bicarbonatul 10—12 mEq, magneziul 12—17 mEq; dintre aceștia numai sodiul se schimbă în proporție de 60%, iar ceilalți aproape în totalitate.

La un crap de 100 g, ce conține aproximativ 100 mg sodiu, care se schimbă, în fiecare oră sînt înlocuite 0,5—1,0 mg; la peștii marini, care trăiesc într-un mediu hipertonic, într-o oră este schimbat cam 1/3 din sodiul lor.

Greutatea unui adult normal, în echilibru energetic este destul de constantă și pare relativ independentă de ingesta de apă și săruri. Aceasta implică posibilitatea păstrării destul de constantă a volumului și osmolarității lichidului extracelular datorită funcționării unui mecanism integrator neurohormonal, capabil, să regleze atât aportul de apă și de săruri minerale, cît și eliminarea acestora într-un sistem compensator. Un cîștig de sodiu are drept urmare apariția senzației de sete, căutarea, ingerarea și retenția unei cantități de apă osmotice echivalente — creșterea volumului; apoi, apa și sodiul sînt excretate progresiv și volemia se restabilește. O diminuare a sodiului antrenează excreția de apă liberă reducînd osmolaritatea la normal.

Mecanismul regulator trebuie să cuprindă: *un sistem de receptori sensibili la modificările volumului lichidului extracelular — voloreceptorii* — sau la variațiile osmolarității acestuia — *osmoreceptorii*; *un sistem integrator*, de analiză a mesajelor informatoare, de comandă și control; *un sistem efector*.

Sistemul receptor are o distribuție destul de largă și este sensibil la mulți factori. *Voloreceptorii*, cu localizarea sino-carotidiană, hepatică sau chiar în peretele atriului stîng, sensibili la variațiile volumului plasmatic sau la distensia pereților vasculari din encefal, ca și la aceea a atriului stîng, constituie un sistem larg de informare a centrilor nervoși despre fenomene care privesc direct modificarea volumului extracelular sau care derivă din aceasta. *Osmoreceptorii*, situați în special în peretele carotidei interne, sînt sensibili la schimbări de osmolaritate ale plasmei sanguine ce depășesc $\pm 2\%$; aceștia ar funcționa ca niște osmometre minuscule al căror volum crește sau se micșorează după cum mediul devine hipotonic sau hipertonic; aceste modificări excită prelungirile neuronilor supraoptici care se sprijină pe suprafața lor. Sbiruirea receptorilor are drept urmare excitarea nucleilor supra-

optici și, prin aceasta, secreția și eliberarea abundentă de ADH; umflarea, dimpotrivă, inhibă neurosecreția supraoptică și eliberarea de ADH.

Sistemul integrator de comandă și control este reprezentat de către o serie de centri în trunchiul nervos central, de la hipotalamus și pînă în cortexul cerebral. Activitatea acestora este completată și prelungită de elemente ale sistemului endocrin.

Centrii nervoși regulatori valorifică, în primul rînd, informațiile primite de la voloreceptori și osmoreceptori, dar și o serie de alte informații dureroase, musculare (din cursul unui exercițiu fizic), chimice, ca cele provocate de fumul de țigară, stările de frică, minie ș.a.

Axul endocrin hipotalamus-hipofiză-suprarenale care prezidează și asigură secreția de ADH și STH, a mineralocorticoizilor și aldosteronului, întregește mecanismul nervos.

Sistemul efector este foarte complex și el cuprinde, pe de o parte, mecanismele ce asigură și dozează aportul de apă și săruri (sistemul digestiv, tegumentul și aparatul branhial — utimele la nevertebrate și vertebrele inferioare), iar pe de altă parte, pe acelea care asigură și dozează ieșirile de apă și săruri (în primul rînd sistemul excretor și aparatul branhial).

La om și la animalele terestre apare suficient de evident că setea este unul dintre factorii principali ai reglării volumului și osmolarității mediului intern, prin determinarea și dozarea comportamentului specific de căutare și ingerare a apei, în stările de deshidratare (fig. 276). Dimpotrivă, mecanismul excretor (în special cel renal) este mult mai eficient în lupta împotriva unei diluări a mediului intern (fig. 277).

După injectarea intravenoasă, la ciine, a 50 ml sol. NaCl 10%, acesta caută și bea rapid un volum de apă aproape echivalent cu acela necesar pentru a readuce soluția salină la o osmolaritate de 300 mOsm/l (cît este cea a mediului intern). Dacă animalul este purtător al unei fistule esofagiene, așa încît apa băută umezește numai gura, faringele și o parte din esofag, înainte de a cădea la exterior, setea lui se atenuează numai provizoriu, ceea ce atestă că în informarea aferentă a sistemului integrator, un rol important trebuie să revină unor receptori gastrici.

După ingerarea rapidă a unui litru de apă, concentrația moleculară a mediului intern descinde rapid, astfel că după 30—60 minute atinge valoarea cea mai coborîtă; la 15—30 minute de la ingerare, debitul urinar crește și atinge maximum la 45—90 minute; eliminarea litrului de apă ingerată durează 2—3 ore. Dacă ingeră însă un litru de soluție salină izotonică, nu apare diluarea mediului intern, iar diureza, care se instalează, este slabă și prelungită la 12—24 ore.

Injectarea de soluție hipertonică în hipotalamusul lateral, la capră, determină reacția de ingerare a apei; excitarea electrică a aceleiași regiuni, determină de asemenea ingesta de apă care încetează odată cu oprirea stimulării.

În reglarea ingestiei de săruri minerale rol important joacă dinamica sensibilității gustative în funcție de nivelul sodiului intern.

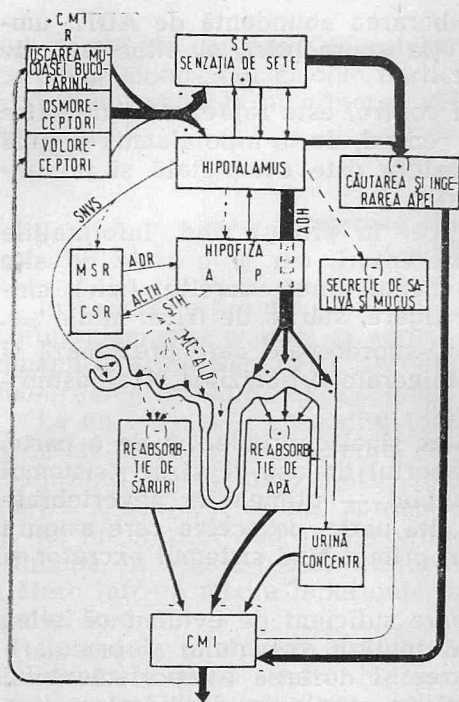


Fig. 276. Schema mecanismului de luptă împotriva concentrării mediului intern (CMI):

SNVS — sistemul nervos simpatic; MSR — medulosuprarenala ce secretă adrenalina (ADR); CSR — corticosuprarenala producătoare de mineralocorticoizi și aldosteron (MC + ALD); ADH — hormonul antidiuretic; STH — somatotrop; R — sistemul receptor.

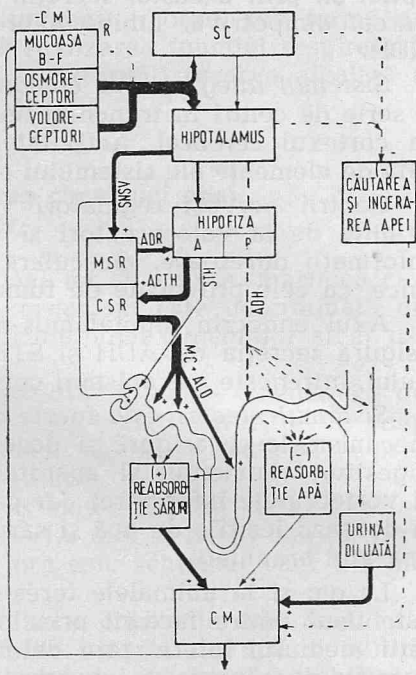


Fig. 277. Schema mecanismului de luptă împotriva diluării mediului intern (C.M.J): CM — scade concentrația moleculară; SNVS — sistem nervos vegetativ simpatic; ADR — adrenalina; C.S.R. — corticosuprarenala producătoare de mineralocorticoizi (MC) și aldosteron (ALD); ACTH — adrenocorticotrophormonul; ADH — antidiuretinormonul

Dacă aportul de apă și săruri este asigurat prin participarea directă a mecanismelor nervoase, eliminarea apei și sărurilor este reglată prin sistemul hormonal.

Schemele din figurile 276 și 277 încearcă să sintetizeze acest mecanism atât de complex. Menționăm că nu am inclus aici participarea locală osmoregatoare a eritrocitelor și nici aceea a sistemului muscular scheletic.

9.1.1.4. Adaptări ale mecanismului reglator

Mamiferele de deșert, șobolanul, cangurul și șoarecele de Arizona, pot trăi fără să bea apă, numai cu grăunțe de cereale. Ei pot utiliza apa de mare și-și pot concentra urina de două ori mai mult decât șobolanul.

Cămila și măgarul pot să suporte o deshidratare de 25—30%, în timp ce omul nu suportă decât 12%. Astfel, în condiții de uscăciune și căldură, pierderea de apă prin perspirație, raportată la condițiile de

umezeală și frig, este de 1,1 pentru cămilă, 4,7 pentru măgar și 7,0 pentru om; supraviețuirea fără să bea în deșert este de 17 zile pentru cămilă, 4 zile pentru măgar și 2 zile pentru om.

Mamiferele marine își mențin o concentrație a mediului intern apropiată de aceea a omului, deși ingeră mulți crustacei care au mediul lor intern la fel de concentrat ca și apa de mare, prin: concentrarea puternică a urinei, suprimarea perspirației ori eliminarea activă de sodiu la nivelul glandelor bucale.

Păsările de mare — cum este cormoranul — își mențin bilanțul hidric fără să bea apă dulce, datorită existenței la acestea a glandelor nazale sau lacrimale de sare, care permit eliminarea supraîncărcării cu sare (tab. 22).

Tabelul 22

Rolul „glandei de sare” în excreția electroliților,
la păsări

Mișcarea electroliților	Cl ⁻ (mEq)	Na ⁺ (mEq)	K ⁺ (mEq)	H ₂ O (mEq)
Ingerați	54	54	4,0	50
Excreție cloacală	27,5	25,6	2,7	109
Excreție nazală	26,1	23,8	0,3	51
Excreție totală	53,6	49,4	3,0	160

Concentrația soluției saline secretate de glandele de sare este mai ridicată la păsările ce mănâncă mai mulți crustacei.

Dintre *batracieni*, la broasca râioasă, care trăiește mult timp la uscăciune, are loc acumularea unei soluții saline în sistemul limfatic și vezică; aceasta, ca urmare a reabsorbției apei prin peretele vezical, din urină și spațiile limfatice și a unui transfer activ de sodiu. Unele broaște râioase se pot adapta la o apă salină ce atinge 80% din salinitatea apei de mare.

9.1.2. METABOLISMUL GLUCIDELOR

Hidrații de carbon, sub forma de oze și, mai ales, sub forma de glucoză, după ce au fost absorbiți prin mucoasa intestinală, trec în capilarele sanguine și de aici în vena portă și prin ficat în circulația generală.

În economia organismului animal, glucidele și în special glucoza și glicogenul reprezintă combustibilul energetic de utilizare imediată și economicoasă a celulelor. Cantitatea lor este însă destul de limitată. La om sînt repartizate astfel: 20—1250 g glicogen hepatic; 150—300 g glicogen muscular; 10—12 g glucide tisulare; 5 g glucide sanguine. Exprimată în echivalentul lor energetic, reprezintă doar 1800 kcal, ceea ce înseamnă, cu multă aproximație, cheltuiala de bază pentru o singură zi.

Sectoarele glucidice ale organismului. După localizarea și repartizarea lor în corp, pot fi împărțite în două grupe: *glucidele circulante* (în special glucoza) și *glucidele tisulare* (aici cuprinzând glicogenul hepatic și muscular, ca și restul glucidelor celulare).

Glucidele circulante reprezintă regulatorul intensității și al sensului reacțiilor metabolizării celulare a glucidelor, în timp ce *glucidele tisulare* constituie substratul glucidic metabolizabil.

Dacă la un om sau la un animal, într-o activitate fiziologică normală, după o hrănire normală, se determină periodic glicemia, se constată că ea rămâne aproape constantă, în jurul cifrei de 1,0‰. Variații ample se înregistrează doar în sângele venei porte, în timpul perioadelor de absorbție alimentară. Variații neînsemnate ale glicemiei pot fi întâlnite în diferite condiții fiziologice: hiperglicemie alimentară ori hiperglicemie după un travaliu muscular intens de scurtă durată; hipoglicemie după un efort fizic intens prelungit etc.

La vertebratele inferioare și în hemolimfa nevertebratelor variațiile glicemiei pot fi foarte mari, fără a constitui prin aceasta un pericol pentru viața lor.

Unele nevertebrate, cum este melcul, *Helix pomatia*, se mai caracterizează și prin prezența dizaharidelor în hemolimfa lor.

La mamifere, în sângele din vena portă glicemia poate crește peste 1,5‰ în timpul absorbției alimentare, dar în sângele din vena suprahepatică rămâne neschimbată (cu excepție în cazurile când a avut loc o ingerare masivă de glucide). Aceasta înseamnă că ficatul oprește și depozitează surplusul de glucoză din sângele ce vine de la intestin. Cercetările au arătat că într-adevăr în ficat surplusul de glucoză este depus în rezervă sub formă de glicogen. Într-o alimentație bogată în glucide crește cantitatea de glicogen în ficat, iar după o activitate musculară intensă de lungă durată și o alimentație slabă, glicogenul dispare treptat din ficat. În cazurile de ingerare masivă de glucide, capacitatea de reținere hepatică este depășită, glicemia crește și în sângele din vena suprahepatică, dar acest surplus este repede transferat în sistemul lacunar de intervenție imediată, de unde apoi este reluat.

Funcția glicogenetică a ficatului. Primul care a observat și studiat fenomenele descrise sumar mai sus a fost Cl. Bernard (1852) și le-a cuprins sub numele de „funcția glicogenetică a ficatului”. Ea constă în transformarea glucozei în glicogen — *faza de depunere*, și transformarea glicogenului în glucoză — *faza de mobilizare*.

Funcția glicogenetică a ficatului, cu cele două faze caracteristice, asigură constanța glicemiei.

Depunerea de glicogen în ficat se poate face nu numai pe seama glucozei, ci și pe a tuturor ozelor absorbite și a altor metaboliți ori intermediari metabolici, cum sînt: acidul lactic, glicerolul, aminoacizii glucoformatori.

Glucoza se mai poate depune sub formă de glicogen, în cantități apreciabile și în mușchi (funcția glicogenopexică), unde este folosit la satisfacerea nevoilor energetice locale, fără să participe la menținerea glicemiei.

Pentru prima dată Cl. Bernard a arătat că înțeparea bulbului în regiunea bazei ventriculului IV are drept urmare creșterea însemnată a zahărului din sânge; în bulb ar fi deci un centru glucoregulator de la care pleacă impulsuri motoare la ficat, pe calea nervilor simpatici. Centrul bulbar este subordonat unor centri hipotalamici și aceștia, cortexului cerebral: emoțiile, spaima, durerea pot ridica mult nivelul glicemiei. Sistemul integrator-regulator nervos este el însuși sensibil la variațiile glicemiei.

În cadrul mecanismului regulator, rol important joacă cuplul de factori hormonal antagoniști: insulina-adrenalina.

Adrenalina, factorul principal hiperglicemiant, favorizează glicogenoliza hepatică; în același timp diminuează utilizarea glucozei sanguine de către țesuturi în activitatea lor energetică, prin mobilizarea rezervelor energetice lipidice — acțiune ergotropă, ca și aceea a sistemului nervos vegetativ simpatic. La acțiunea adrenalinei se asociază glucagonul pancreatic și STH-ul anterohipofizar, care stimulează glicogenoliza hepatică și diminuează glicogeneza musculară, ca și utilizarea glucozei de către țesuturi; în același timp, stimulează gluconeogeneza pe seama lipidelor.

R – receptori sensibili la variația glicemică sau la solicitări externe; SNVS – sistemul vegetativ simpatic; SM – sistemul motor, secretor (SS) sau alți consumatori de glucoză (SC); MS și CS – medulo- și corticosuprarenala; MI – mediul intern.

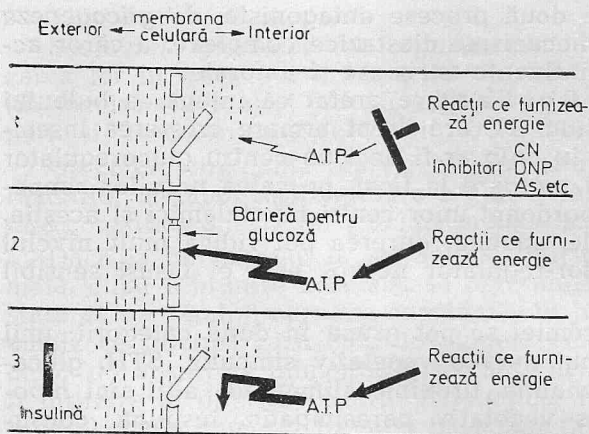


Fig. 279. Model schematic al mecanismului de acțiune a insulinei asupra transportului glucozei (după J. Tepperman).

furniza precursori și co-factori necesari sintezei acizilor grași și trigliceridelor, precum și ribozele ce intră în compoziția nucleotidelor acizilor nucleici. Căile utilizării energetice a glucozei în arderile celulare au fost discutate în partea I.

9.1.3. METABOLISMUL LIPIDELOR

Din punctul de vedere al nevoilor organismului animal, lipidele sînt substanțe energetice din arderea cărora rezultă o

cantitate de energie mai mare decît din arderea glucidelor; de asemenea, ele au și un rol plastic, intrînd sub formă de lipoizi, în structura membranelor celulare, cu toate implicațiile structurale și funcționale.

Sectoarele lipidice ale organismului. Putem considera că există trei sectoare lipidice ale corpului: a) *lipidele circulante*; b) *lipidele tisulare de rezervă*; c) *lipidele de constituție celulară*.

a) *Lipidele circulante* sînt complexe lipoproteice, în alcătuirea cărora intră acizi grași liberi, colesterol și esteri de colesterol, ca și lipide complexe în special lecitine; ele dau *lipemia* singelui. Trigliceridele din chilomicronii deversați de canalul toracic limfatic în torontul sanguin sînt hidrolizați aici de către o lipoprotein-lipază; acizii grași rezultați se repartizează între: țesutul adipos, unde sînt incluși în trigliceridele de rezervă, ficat, unde are loc catabolizarea lor, lecitinele și colesterolul plasmatic, iar unii rămîn ca acizi grași liberi. Grăsimile circulante joacă un rol regulator al proceselor de depunere sau mobilizare a lipidelor tisulare.

b) *Lipidele de rezervă* sînt, în cea mai mare parte, trigliceride neutre la care se mai adaugă, în cantitate mică, acid oleic, acid palmitic și acid stearic. Localizarea lor este destul de largă: în paniculul adipos subcutanat, mezenter, epiploon, țesut conjunctiv intermuscular, capsula fibroasă perirenală, în interiorul celulelor adipoase și în spațiile intercelulare. În medie, la omul adult reprezintă 10 % din greutatea corporală, ceea ce ar fi cam 7 kg.

Rolul lor fiziologic este dublu: reprezintă o rezervă energetică însemnată, echivalentul a pînă la 48 zile de consum; constituie un izolator eficace împotriva pierderilor de căldură — lucrul acesta apare atît de evident la mamiferele acvatice unde, ca și la alte specii acvatice, asigură și o micșorare a densității corpului, ceea ce ușurează mult plutirea și înotul acestora.

Originea grăsimilor de rezervă este dublă: în lipidele alimentare și în glucidele și protidele alimentare, după un mecanism care va fi analizat mai departe.

c) *Lipidele de constituție* sînt prezentate în fiecare celulă vie, în special în toate sistemele de membrane ale acestora, condiționînd atît structura cît și funcționarea lor. Cantitatea și natura chimică a lipidelor de constituție este constantă și nu este supusă fluctuațiilor compoziției rației alimentare: chiar și în stările de inaniție prelungită, ele rămîn constante. După natura lor chimică sînt: 1) lecitine și cefaline; 2) co-esteride (esteri ai colesterolului cu acizii grași); 3) sfingomieline și cerebroside proprii sistemului nervos central; 4) hormonii steroizi ai ovarului, testiculului și ai cortexului suprarenal. Originea lor este în însăși activitatea metabolică a celulelor — sînt deci lipide idiogene.

Utilizarea celulară a lipidelor. Între lipidele circulante și cele ale rezervelor adipoase există un schimb permanent, al cărui sens și mărime depinde de: a) aportul alimentar de lipide, glucide și protide; b) consumul celular de lipide și de glucide.

a) *Utilizarea energetică a lipidelor* se face în special în ficat, dar și în alte organe cum sînt: plămîinii, rinichii, țesutul adipos, elementele sistemului reticulo-endotelial, mușchiul cardiac și musculatura scheletică. Adesea utilizarea energetică a lipidelor (chiar și în cazurile de luptă împotriva frigului) are loc după transformarea lor în glucide (gluconeogeneză); uneori însă are loc și utilizarea lor directă.

Moleculele de acizi grași și de glicerol, rezultate în urma hidrolizei grăsimilor neutre, sînt arse pînă la termenii finali de CO_2 și H_2O , cu eliberare de energie.

Acizii grași, prin mecanismul beta-oxidării, furnizează fragmente acetat (2C), activate de către CoA sub formă de *acetyl-CoA* care împreună cu oxaloacetatul (4C) intră în ciclul Krebs, dînd acidul citric (6C), ca și *acetyl-CoA* provenită din decarboxilarea oxidativă a acidului piruvic; apoi, în sistemul respirator aerob, se ajunge ca energia chimică a metabolitului să fie transferată în legăturile fosfat-macroergice ale ATP. Utilizarea oxidativă a acizilor grași în ficat este strîns legată și dependentă de utilizarea glucozei furnizoare de acid oxaloacetic și de aici afirmația că „lipidele ard la focul glucidelor”. În condițiile cînd oxidarea glucidelor în ficat diminuează, producția de *acetyl-CoA* din acizi grași nu se micșorează, ci numai oxidarea acesteia. În această situație are loc condensarea *acetyl-CoA* în *acetoacetyl-CoA* prin *calea cetogenezei*, cu producere de acid acetilacetic, acid hidroxi-butaric și acetonă care sînt vărsați în sînge și catabolizați de către alte țesuturi, în special mușchii și rinichii, în afară de cel hepatic și nervos. Acest fenomen are loc mai atenuat sau mai intens, în cazul unui regim alimentar sărac în glucide și bogat în lipide, în inaniție și în stările de diabet zaharat. Atunci cînd producția de corpi cetonici întrece capacitatea țesuturilor de a-i utiliza, concentrația lor în sînge crește, cu toate consecințele nefiziologice.

Glicerolul, rezultat și el din hidroliza trigliceridelor, poate fi oxidat prin mecanismul obișnuit.

Țesutul adipos brun al mamiferelor are capacitatea de a utiliza cantități însemnate de lipide cu degajare de căldură în cantitate mare și producție minimă de ATP, în cursul perioadelor de termogeneză nefrisonată, atunci când sînt supuse acțiunii frigului sever; acum are loc o decuplare a catenelor de oxidare și de fosforilare în sistemul respirator mitocondrial.

b) *Utilizarea anabolizantă a lipidelor.* Așa cum s-a mai arătat deja, pe seama lipidelor circulante ca și a acelor de rezervă, celulele își pot sintetiza lipidele de constituție. Ca surse de metabolism pot fi acizii grași și glicerolul rezultați din hidroliza trigliceridelor, dar și acizii grași sintetizați „de novo” ori „prin elongare” din intermediari ai metabolismului glucidic și chiar protidic.

O parte din lipidele circulante sînt utilizate în glandele mamare la sinteza grăsimilor laptelui. Altele stau la originea grăsimilor din secrețiile sebacee și sudoripare.

Integrarea metabolismului lipidic.

Cele trei sectoare lipidice ale organismului nu reprezintă în fond decât trei momente ale unui sistem complex de utilizare a acestei categorii de substanțe cu potențial energetic ridicat și cu importanță plastică de prim ordin.

Depunerea în țesutul adipos, ca și mobilizarea lor, este dependentă de nivelul lipemiei, dar și de utilizarea lor celulară.

Mecanismul regulator este complex și cuprinde atât elementele nervoase cît și ale sistemului endocrin (fig. 280). Obținerea stărilor de „obezitate hipotalamică”, ca urmare a distrugerii nucleilor ventromediani hipotalamici, sau a stărilor de „obezitate corticală” la șobolani, ca urmare a decorticărilor cronice bilaterale, atestă existența unor centri integratori în sistemul cortico-hipotalamic.

Sistemul nervos vegetativ parasimpatic își manifestă și aici funcția sa histiotropă prezidind acele fenomene ce asigură atât asimilarea lipidelor alimentare, cât și depunerea lor în rezervele adi-poase.

Sistemul nervos vegetativ simpatic — ergotrop — prezidează fenomenele ce asigură mobilizarea rezervelor lipidice.

Dacă un șobolan este simpatectomizat de o singură parte, se produce o acumulare de lipide în depozitele adipoase ale acestei părți denervate. Invers, excitația nervilor simpatici duce la o mobili-

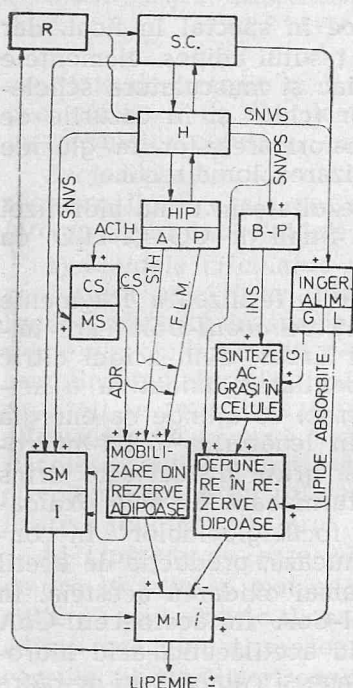


Fig. 280. Schema mecanismului ce reglează lipemia:

R - intero- și exteroceptori; H - hipotalamus; SNVS - sistem vegetativ simpatic și parasimpatic (SNVPS); SM și I - sistem consumator; CS și MS - cortico- și medulop-suprarenala cu hormonii corespunzători; FLM - factorul mobilizator lipidic al neurohipeizei; B-P - sistemul de celule beta ale pancreasului endocrin producător de insulină (INS); G - glucide; L - lipide; MI - mediul intern.

zare a grăsimii. Aceste experiențe sugerează puternic că rețeaua nervoasă demonstrată în țesutul adipos este de o mare importanță funcțională, în mod particular pentru procesul de mobilizare al acizilor grași liberi (AGL).

În cadrul sistemului hormonal, cuplul insulină-adrenalină constituie mecanismul chimic regulator de bază.

9.1.4. METABOLISMUL PROTIDELOR

Viața, de la formele unicelulare de organizare și pînă la mamiferele superioare și om, este legată de existența și proprietățile substanțelor proteice. Mai mult decît pentru celelalte principii alimentare — glucidele și lipidele —, din care animalele și omul își pot face rezerve corporale, aportul de proteine trebuie să fie continuu.

Proteinele din alimentele ingerate și digerate de-a lungul tractului gastrointestinal sînt absorbite sub forma de aminoacizi și, cu sîngele din vena portă, trec în circulația sanguină și în economia metabolică a organismului.

Sectoarele protidice corporale. a) *Protidele circulante.* În plasma singelui sînt prezente mai multe categorii de protide: serum-albuminele, serum-globulinele, fibrinogenul, protrombina și aminoacizii liberi. Concentrația lor constituie indici de caracterizare biochimică a stărilor fiziologice sau patologice.

Importanța și participarea proteinelor sanguine la realizarea multor fenomene fiziologice, cum sînt schimburile de substanțe între sectoarele hidrice ale corpului, transportul unor hormoni, coagularea singelui, reacțiile de imunitate serologică ș.a., au fost discutate în cadrul altor capitole (sistemul circulator în special).

Sursa proteinelor circulante se află, în primul rînd, în aminoacizii alimentari absorbiți, dar și în aminoacizii rezultați în procesele de proteoliză celulară, care în cea mai mare parte a lor sînt vărsați în sînge. Pe seama acestor aminoacizi de proveniență exogenă și endogenă are loc sinteza diferitelor categorii de proteine ale singelui, în ficat sau în sistemul reticulo-endotelial, în special.

b) *Protidele tisulare.* După cum le arată și numele, ele sînt prezente în toate celulele, în toate sistemele structurale intracelulare (membrane, matrice omogenă, granulații, organite motoare etc.), fie ca proteine suport, fie ca proteine active-funcționale (enzime, biocatalizatori etc.).

Sigur că originea lor trebuie căutată tot în aminoacizii alimentari, dar și în proteinele singelui, ca și în activitatea proprie a celulelor.

Anabolismul protidic. Protidele, atît cele sanguine, cît și mai ales cele tisulare, sînt într-o continuă transformare-înnoire.

Rolul ficatului. Aminoacizii alimentari ajung prin vena portă în ficat. Cea mai mare parte a lor sînt reținuți aici și utilizați în procese de sinteză a serum-albuminelor, a fibrinogenului, a protrombinei și a unei cantități mici din globulinele serului. Pe măsura sintezei lor, aceste proteine sînt transferate singelui. Lucrul acesta a fost dovedit experimental: hepatectomia are drept urmare o scădere însemnată a serum-

albuminelor plasmatice și o micșorare a puterii de coagulare a sîngelui; în schimb, nivelul globulinelor serice rămîne aproape neschimbat.

În sinteza proteică ficatul participă și cu un proces de sinteză proprie a unor aminoacizi ce-i lipsesc, fie pe seama aminoacizilor absorbiți, fie pe seama unor ce apar în proteoliza proprie, fie pe seama celorlalte principii alimentare, în special glucide. De asemenea, tot în ficat sînt reținuți și așa-numiții aminoacizi „glicoformatori” (vezi tab. 23), pe seama cărora se sintetizează glicogenul. Aceștia, dealtfel, reprezintă 50 % din compoziția protidelor alimentare.

Tabelul 23

Categoriile funcționale de aminoacizi

Aminoacizi esențiali	Aminoacizi neesențiali	Aminoacizi glicoformatori	Aminoacizi cetogeni
Valina Leucina Izoleucina Lizina Metionina Treonina Fenilalanina Triptofanul	Arginina Histidina Glicocolul Alanina Norleucina Citrulina Serina Cistina Acidul aspartic Acidul oxiglutamic Tirozina Prolina	Glicocolul Alanina Serina Cistina Acidul aspartic Acidul glutamic Arginina Histidina Prolina Lizina Ornitina	Leucina Izoleucina Tirozina Fenilalanina

Datorită capacității de a reține surplusul de aminoacizi absorbiți și de a sintetiza pe seama lor majoritatea proteinelor sanguine, ficatul joacă un rol regulator atît al proteinemiei cît și al aminoacidemiei.

Sistemul reticulo-endotelial și, în special, splina și măduva oaselor, asigură în principal sinteza globulinelor serului, pe seama aminoacizilor circulanți.

Toate celulele, într-o măsură mai mare sau mai mică, sînt capabile să realizeze sinteza proteinelor proprii, tot așa după cum fiecare celulă este sediul unei demolări permanente a edificiilor macromoleculare printr-o proteoliză proprie, așa cum a arătat cu mulți ani în urmă Schö n h e i m e r, pe baza studiilor întreprinse cu ajutorul aminoacizilor marcați.

Aminoacizii absorbiți în sînge împreună cu unii din cei proveniți din demolarea proprie și cu alții sintetizați pe loc, sînt folosiți la sinteza proteinelor *idiogene*, atît funcționale cît și de suport. Unele categorii de celule — cele ce formează glandele sau țesuturile secretoare în general — pe lângă proteina proprie, mai realizează și sinteza proteinelor de export: diastazele digestive ori hormonii proteici.

Există deci un flux permanent de intrare în celule a aminoacizilor și proteinelor sanguine, dar și un flux de ieșire de aminoacizi și proteine celulare înspre mediul extracelular. În stare fiziologică la adult cele două fluxuri sînt egale ca mărime și ele realizează un „echilibru

dinamic". Nivelul la care se echilibrează cele două fluxuri nu este însă egal pentru toate celulele. În general valoarea cea mai ridicată o prezintă celulele mucoasei intestinale, apoi în ordine descrescândă vin rinichii, ficatul, creierul și mușchii. Sigur că pentru aceeași categorie de celule există variații în funcție de starea de activitate sau de repaus a acestora. De asemenea, trebuie să subliniem că în perioada de creștere și dezvoltare, fluxul de intrare este mai mare decât fluxul de ieșire, iar la bătrânețe situația se inversează.

La om, turnover-ul proteic presupune degradarea și resinteza a 80—100 g proteină tisulară zilnic, din care jumătate se face în ficat; în medie, proteinele plasmatice sînt complet reînnoite la fiecare 15 zile.

Condiția esențială pentru ca sinteza proteică să se poată realiza, în afara necesității modelului genetic (asigurat de sistemul de acizi nucleici) și a sursei de energie (asigurată de către ATP și UTP), este prezența în fondul metabolic celular a unor anumiți aminoacizi — așa-numiții „aminoacizi esențiali” (tab. 23); cînd aportul alimentar este deficitar din acest punct de vedere (o alimentație exclusiv vegetariană), atunci celulele pot face sinteza unora dintre ei pe seama celor „neesențiali”, însă cu multă risipă energetică și uzură celulară — o activitate biologică neeconomicoasă.

Catabolismul protidic. Catabolismul protidic se desfășoară, ca și anabolismul, de preferință în celulele ficatului și rinichilor și în toate celelalte celule ale corpului.

În general, în protoplasma celulară, procesul de catabolism se desfășoară în două etape principale:

— *hidroliza macromoleculelor proteice idiogene* pînă la stadiul de aminoacizi, sau numai pînă la fragmente peptidice, sub acțiunea proteinazelor (cathepsine) și peptidazelor celulare (un proces de digestie intraprotoplasmatică);

— *catabolismul propriu-zis al aminoacizilor.*

Catabolismul aminoacizilor, cu precădere a celor cetogeni, se face prin mecanismul dezaminării, cu cele trei forme de bază ale lui: *dezaminare prin reducere*, *dezaminare prin oxidare* și *dezaminare prin hidroliză*. Dezaminarea oxidativă, proprie vertebratelor superioare, asigură eliberarea unei cantități mai mari de energie (28,6 kcal/mol) decât dezaminarea hidrolitică ce se întâlnește la nevertebrate (16,4 kcal/mol).

Termenii primari ai catabolizării aminoacizilor sînt: NH_2 și un acid alfa-cetonc (în special acidul piruvic), ca fragment neazotat.

Utilizarea radicalului NH_2 — radical azotat — poate să fie dublă: a) prin *proces de transaminare* a altui radical alfa-cetonc, se poate sintetiza un alt aminoacid; la fel și *proces de reaminare* — calea aceasta poate completa fondul metabolic celular de aminoacizi; b) prin procese ulterioare radicalul aminat poate să formeze seria produșilor azotați de excreție: amoniac — săruri amoniacale, uree, alantoină, acid alantoic, acid uric.

	Metabolism nucleoprotidic											
Acid uric												
Alantoină												
Ac alantoinic												
Uree												
Săruri NH ₃												
	Sipunculus	Mytilus-marlin	Crustacei	Selacieni	Dipnoi	Teleosteeni I Ganoizi	Batrachieni	Teleosteeni II	Diptere-Gasteropode	Restul insectelor	Reptile terestre	Păsări
												Mamifere
												Primate-om
	Metabolism protidic											

Fig. 281. Convergența catabolismului protidic și nucleoprotidic în seria animală.

Dacă se studiază catabolismul protidic la diferitele grupe de animale, se constată că termenul final — azotat de excreție este diferit. Astfel, la nevertebratele acvatice-dulcicole este *amoniacul* și *sărurile de amoniu*; la peștii selacieni, teleosteeni și dipnoi, ca și la batracieni și majoritatea mamiferelor, pe lângă amoniac apare în cantitate însemnată și *ureea*; la insecte (la majoritatea dintre ele), la reptile și la păsări este *acidul uric*. Atît ureea cît și acidul uric sînt substanțe mai puțin toxice pentru organismul animal decît amoniacul; ele se formează însă pe seama acestuia prin procese metabolice specifice. Acestea

au fost studiate la biochimie, dar reamintim că la mamifere amoniogeneza are loc în rinichi, iar ureogeneza are loc în ficat.

Dacă se urmăresc termenii finali ai catabolismului nucleoprotidic la aceleași grupe de animale, constatăm, de asemenea, diferențe însemnate între acestea (fig. 281). Acidul uric, produsul primar azotat este prezent la insecte, reptile terestre și păsări, ca singurul produs azotat de excreție; el mai este prezent, în cantitate mai mică, la mamifere și la om; la dipnoi, teleosteeni și batracieni este ureea; la majoritatea nevertebratelor este amoniacul și sărurile de amoniu.

Aceste două categorii de fapt arătate mai sus conduc la o serie de concluzii foarte importante:

a) Între catabolismul azotat protidic și nucleoprotidic, pe de o parte, și tranzitul de apă al mamiferelor, pe de altă parte, există o strînsă interdependență.

b) Termenii finali ai catabolismului protidic și ai celui nucleoprotidic sînt aproape întotdeauna identici la același grup de animale; identitatea produșilor de catabolism protidic și nucleoprotidic este un fenomen de convergență biochimică și prin el se realizează o excreție unică de produși azotați, legată de un singur tip structural de aparat excretor.

c) Termenul final al celor două lanțuri de procese este un produs cu atît mai toxic pentru animale cu cît tranzitul de apă al acestora este mai intens. Astfel, la nevertebratele acvatice-dulcicole, la care tranzitul de apă este foarte intens, produsul final este amoniacul; puterea lui toxică nu se poate însă manifesta asupra animalelor deoarece pe măsură ce se formează este eliminat, prin urină, la exteriorul corpului.

Legătura foarte strînsă ce apare între tranzitul de apă și procesele de catabolism proteic ori nucleoproteic se poate urmări foarte bine la peștii dipnoi. Cînd aceștia trăiesc în bălțile cu multă apă și tranzitul lor de apă este intens, elimină ca produși de catabolism azotat,

amoniac și săruri de amoniu; când bălțile seacă și animalele trăiesc scufundate în mîl, odată cu reducerea tranzitului de apă are loc și trecerea la excreția azotată de uree.

În afara amoniacului, a ureei și a acidului uric, ca produși azotați ai catabolismului protidic mai apar și alte substanțe și anume: creatina, creatinina, acidul hipuric etc.

Utilizarea radicalului neazotat — acidul alfa-cetonic, se face, în general, diferențiat după categoria de aminoacizi din care provine: a) cei care provin din aminoacizii glucoformatori sînt transformați, numai în ficat, în glucoză și apoi în glicogen; b) cei ce provin din aminoacizii cetogeni sînt transformați, în ficat, în corpi cetonici de unde trec în sînge și ca și corpii cetonici proveniți din catabolizarea acizilor grași, sînt oxidați în mușchi și în rinichi pînă la CO_2 și H_2O ; c) alții pot intra în procese metabolice particulare cu formarea de acid hipuric (ce apare apoi în urină), acizii glicocolic și taurocolic (ce apar în bilă) sau creatină; d) așa cum s-a mai amintit, radicalul neazotat poate fi folosit la resinteza de aminoacizi, prin mecanismele biochimice ale transaminării sau reaminării.

Metabolismul nucleoprotidelor. Datorită compoziției lor chimice în care, pe lîngă acizii nucleici ca elemente specifice, intră și proteine de tipul protaminelor și histonelor, nucleoprotidele au un metabolism strîns legat de acela al protidelor.

Sinteza lor în celulele animale, se face pe seama proteinelor obișnuite. Astfel, este dovedit că la somoni (pești migratori), care în perioada migrației își formează elementele sexuale printr-o spermatogeneză sau ovogeneză foarte intensă, fără să se hrănească, are loc o micșorare însemnată a masei lor musculare ca urmare a consumării proteinei acestora.

Utilizarea nucleoprotidelor alimentare începe în tubul digestiv cu hidroliza lor în protide și acizi nucleici. Protidele sînt apoi utilizate metabolic după mecanismul general. Acizii nucleici sînt fragmentați în cele trei componente nucleotidice: acidul fosforic, riboza sau dezoxiriboza și baza azotată.

Pentozele sînt și ele metabolizate după mecanismul general de utilizare al glucidelor.

Bazele azotate pirimidinice (timină, citosină, uracil) dau finalmente uree, amoniac și bioxid de carbon.

Din metabolizarea bazelor purice adenină, guanină și xantină) se formează acid uric și se elimină prin rinichi sau este transformat în alantoină (la mamiferele superioare și la om).

Mărimea metabolismului protidic. Stabilirea mărimii metabolismului protidic este ușor de făcut dacă ținem seama că, în medie, 100 g de albumină conține 16 g de N sau 6,25 g albumină conține 1 g N.

Urmărind bilanțul azotat, adică măsurînd cantitatea de N ingerat prin alimentație și cantitatea de N eliminat prin fecale și prin urină, se poate caracteriza metabolismul global al protidelor astfel:

a) Un *bilanț azotat pozitiv*, în perioada de creștere a organismului, sau în perioadele de convalescență, cînd N ingerat este mai mare decît cel excretat.

- b) Un bilanț azotat negativ, în cazurile de inaniție sau de boală, ca și la o vîrstă înaintată, cînd N ingerat este mai mic decît cel excretat.
- c) Un echilibru azotat, la organismul adult, în stare fiziologică, cînd N ingerat este egal cu cel excretat.

9.1.5. INTERCONVERSIUNEA PRINCIPIILOR ALIMENTARE

Aportul alimentar al omului și animalelor este discontinuu, pe cînd cheltuiala energetică este continuă. Așa, la om, în decursul a 24 de ore de consum energetic există de obicei trei perioade de alimentare cu durata totală medie de 60—90 minute: digerarea și absorbția lungeste timpul acesta la 6—8 ore. Dacă la acestea adăugăm și faptul că atît glicemia cît și lipemia se mențin la valori medii destul de stabile, chiar și atunci cînd din rația consumată lipsesc glucidele sau lipidele, trebuie să admitem că există un sistem metabolic de stocare și distribuire a principiilor alimentare. Componentele principale ale acestui sistem sînt ficatul și țesutul adipos. El funcționează pe baza mecanismului biochimic al interconversiunii principiilor alimentare (fig. 282).

Apariția acetil-CoA ca și intermediar comun și punct de convergență al mecanismelor de utilizare catabolizantă a glucozei și a acizilor grași (ca și a unor aminoacizi), asigură formarea glicogenului pe seama trigliceridelor sau transformarea glucozei în acizi grași.

Ficatul, datorită unui raport NADH/NAD scăzut, este un transformator de acizi grași în glucoză.

Țesutul adipos, grație unui raport NADPH/NADP ridicat, sintetizează acizi grași și glicerol pe seama glucozei.

Fenomenul este reglat de cuplul de hormoni: insulină-adrenalină, de aportul alimentar și de cheltuiala energetică zilnică.

Leziunea unor centri nervoși din sistemul cortico-hipotalamic poate să exagereze depunerea de lipide și hipertrofia viscerală, ducînd la apariția stărilor de obezitate.

Fenomenul interconversiunii principiilor alimentare este foarte evident la multe grupe de animale. Astfel, larvele muștei *Calliphora vomitoria* trăiesc pe carne și au o alimentație unilaterală proteică; în decurs de 1—2 zile ele ingeră

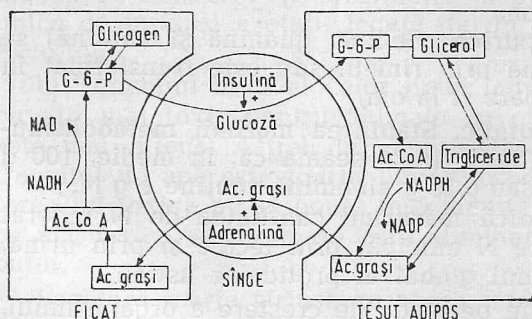


Fig. 282. Schema sistemului hepato-adipos, transformator de glucide în lipide și invers.

o cantitate de carne ce reprezintă 60% din greutatea lor și pe seama căreia își asigură necesarul de protide proprii, iar restul îl transformă în lipide — dovada utilizării prin dezaminare a amoniacului și bioxidul de carbon ce se elimină.

Larvele muștei *Gastrophylus equi*, care parazitează stomacul calului, se hră-

nesc cu proteinele singelui și depun cantități însemnate de glucide și lipide pe măsura creșterii și dezvoltării lor.

Mai amintim albinele și viespile ce depun cantități însemnate de ceară pe seama hidraților de carbon.

Porcinele, ovinele și bovinele ca și păsările domestice depun cantități mari de lipide și de protide pe seama hidraților de carbon (din cartofi, cereale, iarbă, fân etc.).

9.2. METABOLISMUL ENERGETIC

Toate transformările pe care le suferă alimentele în corpul animalelor și al omului, din momentul ingerării lor, privesc nu numai natura și organizarea lor chimică raportată la aceea a protoplasmei vii, ci și energia pe care ele o poartă. Aceasta se distribuie odată cu metaboliții între diferitele sectoare metabolice unde este eliberată prin ardere, este transferată în legăturile fosfat-macroergice și „consumată”, sub formă de energii actuale, în activitatea specifică a diferitelor sisteme funcționale. Până la sfârșit, ea este transformată în căldură și eliminată în mediul exterior.

Prima etapă a utilizării lor — hidroliza digestivă ca și hidroliza intracelulară — asigură eliberarea unei cantități mici de energie.

Utilizarea intracelulară oxidativă a metaboliților glucoză, acizi grași și aminoacizi, în căile specifice, cu formarea de acetat activ, acid alfacetoglutaric și acid oxalic, furnizează cantități mai însemnate de energie.

Într-o a treia și ultimă etapă are loc arderea totală a acestora, prin același mecanism comun al oxidării aerobe, cu producere de CO_2 , H_2O și ATP.

În corpul animalelor și omului există deci un adevărat flux energetic, întreținut permanent prin aportul de alimente și oxigen (fig. 283).

Acest flux energetic reprezintă de fapt o latură, un aspect al schimburilor neîntrerupte de materie și energie dintre corpul viu și mediul său înconjurător.

Toate problemele care privesc fluxul energetic al animalelor și omului — mecanisme de eliberare, modalități de utilizare, posibilități de măsurare etc., se grupează și se studiază în capitolul „Metabolismul energetic”.

Dintre acestea, mecanismele care asigură eliberarea energiei din metaboliți și transferul ei într-o formă utilizabilă în economia organismului animal au fost discutate în partea I. Aici se vor analiza celelalte aspecte.

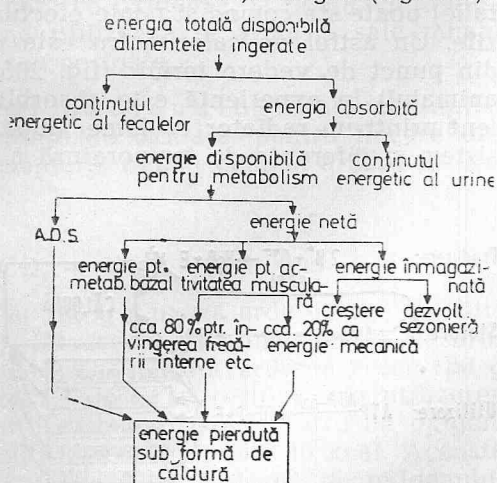


Fig. 283. Schema fluxului energetic la *Carassius auratus* (după E. Florey).

9.2.1. MĂSURAREA CHELTUIELILOR ENERGETICE

Cunoașterea cantității de energie consumată de om, sau de către animale, în cursul diferitelor forme de activitate ale acestora, are o triplă importanță: a) asigură printr-o rație alimentară științifică ingerarea zilnică de substanțe alimentare, din arderea cărora să rezulte energia ce se cheltuiește; b) se pot caracteriza anumite stări patologice, ca cele de hiper- sau hipotiroidism; c) există variații ale nivelului consumului de energie chiar la organismele sănătoase, în anumite condiții de activitate; sau în anumite condiții de mediu. În acest caz, valoarea metabolismului energetic este un element de caracterizare a acțiunii diferiților factori de mediu asupra organismului — un factor de caracterizare fiziologică.

În practica de laborator, pentru măsurarea consumului de energie zilnic al omului și animalelor, se utilizează două metode și anume:

a) *Calorimetria directă*, prin stabilirea cantității de energie eliminată de organism, într-un anumit timp, sub forma de căldură, de obicei în 24 ore.

b) *Calorimetria indirectă*, care se poate face prin: stabilirea bilanțului alimentar și prin determinarea schimbului de gaze.

a) *Calorimetria directă*. Energia potențială cuprinsă în moleculele alimentelor (mai ales în glucide și lipide) se eliberează, în organism, sub forma de energii actuale: calorică, mecanică, electrică, chimică etc. Dintre acestea, 70—75% este cea calorică și numai 25—30% este sub celelalte forme. Dar pînă la sfîrșit și acestea din urmă se transformă în căldură (fig. 284). Astfel că, măsurînd cantitatea de căldură degajată de către un om sau un animal în timp de 24 de ore, măsurăm toată cantitatea de energie cheltuită de acesta.

Măsurarea se face în camere calorimetrice, după tipul lui Atwater și Benedict, în care chiar și un om (sau animal mai mare ca talie) poate sta comod și poate efectua diferite munci, timp de 2, 3, 4... zile. Un astfel de calorimetru este o cameră cu pereți dubli, izolată din punct de vedere termic (fig. 285). Căldura degajată de omul (sau animalul) în experiență este absorbită de către apa rece care circulă lent printr-un radiator cu lame; după cantitatea de apă care circulă în sistem și diferența de temperatură a acesteia la intrarea și ieșirea din

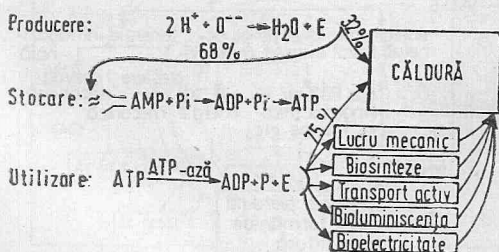


Fig. 284. Schema energeticii celulare.

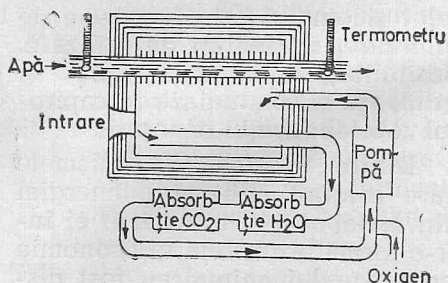


Fig. 285. Camera calorimetrică, tip Atwater-Benedict.

sistem, se poate determina cantitatea de căldură în calorii. Căldura folosită de corp la evaporarea apei de sudație sau la nivelul pulmonar este calculată după cantitatea de vapori din aerul incintei care este trecut în permanență printr-un sistem spălător cu H_2SO_4 și KOH ; aceeași instalație permite și măsurarea cantității de O_2 consumat și CO_2 eliminat. Valorile obținute măsoară foarte precis cheltuiala energetică; de asemenea, sistemul permite studierea influenței diferiților factori.

b) *Calorimetria indirectă*. Metoda directă de măsurare a consumului de energie a organismului prin măsurarea căldurii degajate, cu ajutorul camerelor calorimetrice, este o metodă foarte precisă dar greoaie și necesită timp îndelungat. Ea poate fi înlocuită cu metoda indirectă.

Stabilirea bilanțului alimentar. Se poate stabili, pe o perioadă de timp îndelungat, consumul alimentar al unui individ care să-i asigure acestuia activitatea obișnuită, zilnică, fără variații ale greutății lui corporale. Ținând seama de căldura de ardere în organism a principiilor alimentare (4 kcal/g pentru glucide, 4 kcal/g pentru protide și 9 kcal/g pentru lipide) și de conținutul alimentelor în glucide, protide și lipide, se poate calcula cheltuiala energetică zilnică.

Determinarea schimbului de gaze respiratorii. Ținând seama de faptul că peste 99% din energia cheltuită de om sau animale rezultă din arderea metaboliților cu ajutorul oxigenului respirator, iar bioxidul de carbon eliminat este rest din substanțele arse, se poate calcula cheltuiala energetică, în mod indirect, prin măsurarea celor două gaze.

Metoda constă în măsurarea O_2 consumat și a CO_2 eliminat într-un anumit timp, după tehnicile curențe.

Pentru a putea stabili apoi consumul energetic este necesar să se țină seama de doi factori: *coeficientul caloric al oxigenului* pentru fiecare din principiile alimentare care se oxidează, și *coeficientul respirator al organismului* atunci când utilizează în arderile sale numai unul dintre principiile alimentare, sau pe toate.

Coeficientul caloric al oxigenului arată cantitatea de căldură ce se degajă în procesele de oxidare, pentru fiecare din cele trei categorii de principii alimentare, atunci când în ardere se utilizează un litru de oxigen.

Pentru glucide:



Din relația de mai sus reiese că: 180 g glucoză arde cu $6 \times 22,4$ litri de oxigen (sau cu 134,4 litri O_2). Deoarece, în urma arderii fiecărui gram de glucoză rezultă 4 kcal, înseamnă că din arderea celor 180 g glucoză vor rezulta 720 kcal. Cele 720 kcal au rezultat din utilizarea a 134,4 litri de oxigen; sau din utilizarea unui singur litru de oxigen, pentru arderea glucidelor vor rezulta $720 : 134,4 = 5,36$ kcal. Această cifră (5,36) reprezintă valoarea coeficientului caloric al oxigenului pentru arderea glucidelor.

Calcululele arată că pentru lipide valoarea acestuia este de 4,7 kcal, iar pentru protide este de 4,8 kcal.

Cunoscînd, prin măsurare, cantitatea de oxigen utilizat și felul substanței care se arde, vom putea calcula cu ușurință consumul de energie al organismului.

În măsurătorile clinice se consideră coeficientul caloric mediu: pentru 1 litru $O_2 = 4,83$ kcal; pentru 1 litru $CO_2 = 5,40$ kcal.

b) Coeficientul respirator (C.R.). Între cantitatea de CO_2 eliminat și aceea de O_2 utilizat este un raport constant, caracteristic pentru fiecare din cele trei principii alimentare.

Pentru glucide:

din relația de ardere a glucozei în mediu cu oxigen reiese că:

$$\frac{6CO_2}{6O_2} = \frac{6}{6} = 1,00 \dots C.R.$$

Pentru lipide este 0,70; pentru protide este 0,85.

Cînd în urma măsurării schimbului de gaze se găsește că valoarea C.R. este 1,00, înseamnă că în organism se ard numai glucide; cînd este de 0,70 înseamnă că ard numai lipide; cînd este de 0,85 înseamnă că ard numai protide.

De obicei însă, la omul în repaus și pe nemîncate de 14—16 ore, C.R. are valoarea 0,82.

La diferitele animale, cu tipuri de alimentare diferite și valoarea coeficientului respirator este diferită: animalele de pradă, care se hrănesc mai ales cu proteine și grăsimi, au un C.R. mai apropiat de 0,70 decît ierbivorele, care se hrănesc cu mai multe glucide. După Buddenbrok, iată cîteva din valorile C.R. la animale: cărăbuș 0,65—0,82; furnică 0,90; larvă de muscă 0,81—0,88; rîmă 0,75; cîrțiță 0,76; pisică 0,74; porc 0,86; oaie 0,96.

Există variații ale valorii C.R. în anumite stări fiziologice, chiar în afara limitelor normale de la 1,0 la 0,71. Astfel, în cursul îngrășării animalelor (gîște, porci), valoarea C.R. crește mult peste 1,0; la îngrășarea gîștelor s-a obținut 1,35. În cazul acesta, prin îndopare, o mare cantitate de glucide se transformă în grăsime, în care proporția de oxigen este mai mică; astfel că surplusul de oxigen este folosit în arderile celulare, ceea ce face ca oxigenul respirator să fie luat în cantitate mai mică. Dimpotrivă, în lipsa glucidelor din alimentație, lipidele sînt folosite în ardere dar numai după ce au fost transformate în glucide, folosindu-se pentru aceasta un surplus de oxigen respirator, ceea ce face să scadă mult sub valoarea de 0,70 coeficientul respirator.

9.2.2. MĂRIMEA CHELTUIELILOR ENERGETICE

Măsurătorile de calorimetrie directă sau indirectă au arătat că valoarea consumului de energie variază cu o serie de factori, în special cu forma de activitate a organismului. Chiar și în repausul fiziologic are loc un consum de energie — cheltuială energetică de bază sau *metabolismul bazal*.

9.2.2.1. Metabolismul bazal

Prin cheltuială energetică de bază sau metabolism bazal trebuie să se înțeleagă totalitatea reacțiilor metabolice în cursul cărora se eliberează energia necesară întreținerii activităților vitale de repaus a diferitelor sisteme funcționale fără să se manifeste funcțiile lor specifice, cum ar fi contracțiile musculare ori activitatea secretoare glandulară etc. Consumul de energie în cadrul metabolismului bazal rezultă din activitatea sistemului respirator, a celui cardiovascular, a sistemului excretor ca și din consumul de repaus al tuturor celulelor.

Condițiile pentru măsurarea metabolismului bazal necesită: a) repaus muscular total realizat prin poziția culcat și musculatura complet relaxată; b) la 14 ore după ultima ingestă alimentară, pentru a elimina cheltuiala energetică digestivă — secretoare și motoare —, ca și acțiunea dinamică specifică a principiilor alimentare asupra arderilor celulare; c) la o temperatură a camerei de 18—20°C care măsoară nivelul de neutralitate termică (sau zero termic fiziologic) pentru un om ușor îmbrăcat și acoperit cu o pătură de lână.

Mărimea metabolismului bazal se exprimă în număr de kcal, raportat fie la unitatea de greutate corporală, fie la unitatea de suprafață a corpului, atât la om cât și la animale. La animalele acvatice se poate exprima în ml de oxigen consumat.

La toate homeotermele, valoarea metabolismului bazal, raportat la unitatea de greutate corporală, este cu atât mai mare cu cât talia este mai mică — *legea taliei*. Dacă se raportează însă la unitatea de suprafață, se obțin valori aproape egale — *legea suprafeței* (tab. 24). Pentru

Tabelul 24

Valoarea metabolismului bazal la câteva homeoterme

Specia	Greutatea	Cheltuiala energetică în 24 ore	
Cal	441 kg	998 kcal/m ²	11,3 kcal/kg
Porc	128	1042	19,1
Om	64	1078	38,1
Ciine	15	1039	41,5
Gîscă	3,5	969	67,7
Găină	2,0	943	71,0
Șoarece	0,02	1188	654,0

om, la bărbați de 20—50 ani, valoarea este de 38—40 kcal/m²/h, iar la femeile de aceeași vîrstă este de 36—38 kcal/m²/h. La copii valoarea este mai ridicată decît la adulți și la aceștia mai ridicată decît la bătrîni: la copii, la naștere este de 25 kcal/m²/h, iar la 5 ani are o valoare mai ridicată, de 52 kcal/m²/h; la un bătrîn de 75 ani este de numai 34,2 kcal/m²/h.

Față de valorile medii date mai sus, pot fi variații normale de pînă la —15% sau +20%.

Variația nivelului metabolismului bazal față de valoarea medie se poate stabili după formula:

$$\frac{(\text{Metabolism măsurat} - \text{metabolism tip}) \times 100}{\text{Metabolism tip}} = \% \text{ deviație}$$

Pentru a putea stabili însă valoarea determinată trebuie să se cunoască greutatea corpului (P) și talia (H) în cm. Cu ajutorul lor se poate citi apoi valoarea suprafeței (S) în m^2 cu ajutorul unei nomograme, sau calculată cu ajutorul uneia din formulele de mai jos:

a)
$$S = K \sqrt[3]{P^2}$$

în care:

K = o constantă caracteristică diferitelor specii (0,099 pentru pisică; 0,091 pentru șobolan; 0,107 pentru ciine),

P = greutatea în kg.

b)
$$S_{\text{cm}^2} = 71,84 \times P^{0,425} \times H^{0,725}$$

în care:

P = greutatea în kg; H = talia în cm.

Exemplu: un adult de 35 ani de 170 cm și 70 kg, consumă 1,2 litri de oxigen în 6 minute;

$$1,2 \times 10 = 12 \text{ litri } O_2 \text{ într-o oră}$$

$$12 \text{ l } O_2 \times 4,825 = 58 \text{ kcal/h}$$

$$S = 1,8 \text{ m}^2 \text{ (după formula b)}$$

Metabolismul său bazal este $58 : 1,8 = 32 \text{ kcal/m}^2/\text{h}$

Variația metabolismului său: $\frac{(32 - 39,5) \times 100}{39,5} = -18,9\%$

9.2.2.2. Factori ce influențează cheltuielile energetice

Alimentația. În urma ingestiei de alimente, valoarea cheltuielilor energetice crește pe seama a doi factori: mărirea travaliului sistemului digestiv (activitatea secretorie crescută, ca și activitatea motoare); *acțiunea dinamică specifică* (ADS) pe care o au principiile alimentare absorbite asupra arderilor din protoplasma celulară; astfel, la un ciine, metabolismul oxidativ poate crește cu 30% după o ingestă bogată, în carne, cu 4—6% după una de glucide și cu 11—13% după una de lipide.

Activitatea musculară face să crească foarte mult cheltuiala energetică, proporțional cu mărimea efortului: un om de 70 kg consumă în condițiile măsurării metabolismului bazal, 210—220 ml O_2 /minut; în mers normal cu 4,5 km/h, consumă 500—700 ml O_2 /min; în fugă, cu viteza de 15 km/h, consumul atinge 2800 ml O_2 /min.

În condițiile de activitate normală, la homeoterme consumul de energie în activitatea musculară reprezintă 45% din cel total.

La oamenii care îndeplinesc activități diferite, cheltuiala energetică este cu atât mai mare cu cât activitatea necesită efort muscular mai intens (tab. 25).

Tabelul 25

Cheltuiala energetică pe vîrstă și activități, la om

Activitatea	Cheltuiala de energie kcal/24 ore
Școlari 12—14 ani	2400
Studenți, funcționari	2900
Tractoriști, strungari	3200
Fierari, tencuitori, laminori	3900
Turnători	4300
Dulgheri	4500
Plugari	4900
Zidari	5000
Legători de snopi	5500
Cosași	7200

Temperatura. Creșterea sau scăderea temperaturii mediului față de nivelul de neutralitate termică, determină efortul permanent de termoreglare, la animalele homeoterme și la om, ceea ce implică modificări ale cheltuielii de energie, așa cum se vede în capitolul despre mecanismele termoreglării.

Variațiilor circadiene de activitate ale animalelor și omului le corespunde un ritm corespunzător al metabolismului și termogenezei, al motricității generale etc. Acestea se găsesc în strînsă legătură cu condițiile lor de existență (nutriție, lumină etc.).

Variațiile sezoniere din activitatea fondului fiziologic (digestie, circulație, chimismul țesuturilor, activitatea motoare, cele din sfera hormonală și sexuală etc.), produc modificări sezoniere și în nivelul cheltuielilor energetice.

9.3. TERMOREGLAREA

Privite din punctul de vedere al temperaturii corpului, animalele se pot grupa astfel:

a. Unele au o temperatură variabilă, strîns legată de aceea a mediului extern și de gradul lor de activitate — sînt *animale poikiloterme*; aici intră toate nervertebratele și vertebretele inferioare (pești, batracieni, reptile).

b. Altele au o temperatură constantă (cu ușoare variații periodice), independente de a mediului extern — sînt *animale homeoterme*; aici intră majoritatea păsărilor și mamiferelor.

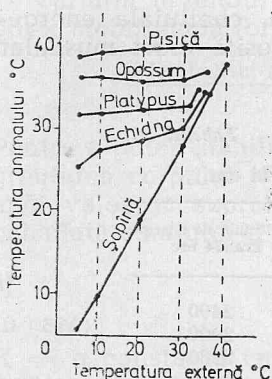


Fig. 286. Variația temperaturii interne în funcție de cea externă, la unele vertebrate.

c. Unele dintre mamiferele inferioare au o temperatură a corpului mai coborîtă decît a celorlalte și în același timp destul de variabilă în anotimpul rece; sînt animalele heteroterme — hibernante (fig. 286).

9.3.1. ANIMALE POIKILOTERME

Sînt animale ce se caracterizează din punctul de vedere al funcției de termoreglare, printr-un nivel scăzut al proceselor de termogeneză avînd o temperatură internă care depinde de cea externă. La ele și cantitatea mică de căldură ce se formează se pierde cu ușurință la exterior.

Nu trebuie să ne închipuim însă animalele poikiloterme ca avînd o temperatură a mediului intern care se modifică în strînsă legătură cu temperatura externă.

Dacă ne referim la animalele în repaus, atunci relația dintre temperatura internă și cea externă este destul de strînsă, cum se vede din tabelul 26.

Tabelul 26

Modificarea temperaturii corporale la *Sphinx ligustri* în funcție de temperatura externă (°C)

Temperatura aerului	Temperatura corporală a fluturelui	Temperatura aerului	Temperatura corporală a fluturelui
+15,0	+14,6	− 7,7	− 6,7
+ 0,4	+ 2,7	−14,2	−13,8
− 0,6	0	−15,2	−14,9
− 4,3	− 2,3	+15,8	+13,0

De asemenea, la șopîrla *Cyclodius gigas*, pentru variații ale temperaturii externe de la +11°, 5—35°, temperatura internă variază de la 12° pînă la 33°,6.

La vertebratele inferioare poikiloterme, în repaus, diferența dintre temperatura corpului lor și temperatura externă este cu atît mai mare cu cît umiditatea aerului este mai mică. Diferența de temperatură dintre mediul intern și cel extern este destul de mare în aer uscat; acest lucru trebuie pus pe seama fenomenului de evaporare mai intensă. La reptile, solzii pielei sau carapacele împiedică fenomenul de evaporare și din această cauză și diferența de temperatură dintre mediul intern și cel extern nu este influențată așa de mult de umiditate.

La poikilotermele în activitate, temperatura corpului lor diferă mult de aceea a mediului înconjurător (tab. 27).

În determinarea temperaturii corpului animalelor poikiloterme, un rol important revine căldurii solare. Efectul ei depinde de mulți factori:

Tabelul 27

**Activitatea musculară și temperatura internă
a unor animale poikiloterme**

Specia studiată	Temperatura externă	Temperatura internă după o activitate musculară
<i>Papilio podalirius</i>	26°C	39,3°C
<i>Xylocopa violacea</i>	20°	30°
Lăcuste pterigote	22°	32°
<i>Deilephila euphorbiae</i>	16°	32°,4°C
<i>Thynnus vulgaris</i>	15°	25°

de temperatură, de umiditate și mobilitatea aerului de particularitățile morfofiziologice — în special ale formațiunilor tegumentare.

S-a observat că la omida și fluturile *Loxostege sticticalis*, temperatura corpului crește foarte repede sub acțiunea razelor solare, putînd atinge chiar 45°C (cu 13°—17° mai mult decît temperatura aerului).

Căldura solară are o importanță deosebită pentru poikilotermele din regiunile polare, unde poate determina ridicarea temperaturii corpului cu 10—20° peste temperatura mediului ambiant.

Influența razelor solare asupra încălzirii corpului iese și mai mult în evidență atunci cînd norii umbresc anumite regiuni în care se găsesc insectele cercetate. Temperatura corpului acestora, ridicată sub bătaia razelor solare la peste 40°C, scade aproape imediat la 10—15°, atunci cînd înaintea soarelui se așază un nor.

În reglarea încălzirii corpului la poikiloterme (inclusiv insectele) un rol important îl are pigmentarea tegumentului. La *Locusta migratoria* (care are o colorație închisă) gradul de încălzire a corpului este mult mai mare (sub influența razelor solare) decît la lăcusta verde (*Locusta danica*).

Rolul pigmentilor tegumentari și ai cromatoforilor este mai evident la amfibieni și în special la reptile. Expansiunea cromatoforilor duce la întunecarea tegumentului, mărind astfel acumularea de căldură, iar retracția lor, prin decolorarea tegumentului împiedică încălzirea, dar încetinește și pierderea de căldură.

Un exemplu tipic este șopîrla *Uromastix acanthurus* din deșerturi: dimineată tegumentul ei este colorat din cauza relaxării melanoforilor și astfel, sub influența razelor solare, animalul se încălzește pînă la 41°C, cînd în mod reflex cromatoforii se retractă și astfel animalul este ferit și de supraîncălzire, dar și de răcire prea rapidă. Căldura înmagazinată permite animalului activitatea de vîinare a hranei, în cursul căreia corpul său se răcește treptat, activitatea musculară se încetinește și se ajunge către dimineată la un grad de inerție destul de accentuat, care permite doar să se tîrască din nou la soare și fenomenul se repetă.

Același fenomen se poate observa și la șopîrla de zid de la noi, sau la crocodil. Acesta din urmă iese din apă, se soarește pînă la o

temperatură internă de 37°C, cînd poate începe vînătoarea în apă. Aici se răcește destul de repede, activitatea musculară se încetinește și animalul trebuie să iasă din nou la soare unde-și face din nou rezerva de căldură.

O formă specială de comportament termic o găsim la albine. Acestea, luate ca indivizi, sînt poikiloterme, pe cînd stupul în întregime are o comportare homeotermă. Temperatura din interiorul stupului este aproape constantă în tot timpul anului, cu toate că la exterior aceasta prezintă variații mari (tab. 28).

Tabelul 28

Raportul dintre temperatura stupului de albine
și temperatura externă (°C)

Luna	Temperatura internă a stupului	Temperatura externă	Diferența
Ianuarie	+31°5	+ 5°	+26°5
Februarie	+33°	+ 9°	+24°
Aprilie	+37°	+19°	+18°
Iunie	+38°5	+38°5	0°
Septembrie	+35°	+22°	+13°
Decembrie	+34°	+10°	+24°

Realizarea homeotermiei stupului se face iarna prin mișcări ale aripilor stînd pe loc, în urma cărora rezultă o degajare de căldură, iar vara, tot prin mișcări ale aripilor, albinele realizează o ventilație suficientă ca să împiedice supraîncălzirea stupului.

Rezistența poikilotermelor la frig este mare: melcul ar putea suporta —120°C, *Cyprinus auratus* —15°, iar batracienii —25°C. În ceea ce privește rezistența la încălzire, pentru moluște temperaturile superioare celei de 34°C sînt mortale, iar reptilele nu suportă o temperatură mai ridicată de 40°C.

9.3.2. ANIMALE HOMEOTERME

Nivelul termic. Homeotermele se caracterizează prin aceea că au un grad de termogeneză ridicat și temperatura corpului lor (a mediului lor interior) este constantă: la păsări temperatura medie este de 42°C; mamiferele homeoterme au o temperatură medie de 39°C; omul are o temperatură medie de 37°2—37°5C. Cifrele de 42°C pentru păsări, de 39°C pentru diferitele mamifere și de 37°5C pentru om, ar reprezenta temperatura sîngelui venos din inima dreaptă. Pentru că aceasta nu se poate măsura, se consideră ca temperatură medie a corpului, temperatura rectală sau axilară. Temperatura organelor interne cu un metabolism crescut (în special ficatul) este cu 0°5—1°C mai mare decît temperatura rectală; la fel și temperatura mușchilor în activitate este mai ridicată decît temperatura rectală. Temperatura organelor periferice este mai coborîtă; ea poate avea chiar 35°C. Stratul

superficial al pielii (de 2 mm grosime) are o temperatură care variază între limite foarte largi, în funcție de temperatura externă — putem spune că este o zonă poikilotermă care îmbracă simburile homeoterm.

Cînd omul gol — dezbrăcat — nu simte nici cald, nici frig, zicem că temperatura din incinta respectivă reprezintă *zero termic fiziologic* sau zona de neutralitate termică; valoarea lui este de 30° — 31°C pentru omul, „în aer”; în apă valoarea lui este de 36°C .

Zona de neutralitate termică pentru animale este diferită: la șoarece 29° — 30° ; iepure 15° — 20° ; găină 22° ; cimpanzeu 20° — 29°C .

Temperatura medie normală a omului este cuprinsă între $36^{\circ}5$ — 37°C ; în munci fizice grele ea se poate urca pînă la 39° — 40° , dar după muncă scade repede la normal.

Temperatura medie a corpului se modifică în decurs de 24 ore, deci prezintă și un ritm circadian; valoarea cea mai ridicată se atinge la ora 16, iar cea mai coborîtă la ora 3—4 dimineața. La păsări, curba variației circadiene are două maxime și două minime.

Oamenii cu activitate de noapte au maximum de temperatură noaptea, iar minimum ziua.

Mecanismele de termoreglare apar în cursul dezvoltării organismului la o anumită vîrstă caracteristică fiecărei specii: mînzul și vițelul sînt homeotermi de la naștere; puii de iepuri, de găini etc., se comportă de la început heteroterm; copilul devine homeoterm abia după 20—24 luni de la naștere.

9.3.2.1. Termoreglarea la homeotermi

Ținînd seama de faptul că temperatura mediului înconjurător se modifică, uneori în limite destul de largi (pentru noi de la $+35^{\circ}\text{C}$ la -37°C), se pune întrebarea prin ce mecanisme reușește totuși organismul homeoterm să-și mențină o temperatură a mediului intern constantă?

Mecanismele termoreglării. Nivelul termic normal al corpului animalelor și omului este rezultatul echilibrării a două grupe de fenomene antagoniste: a) cele care asigură producerea de căldură — *mecanismele termogenezei*; b) cele care asigură pierderile de căldură — *mecanismele termolizei* (fig. 287).

Predominanța unuia sau a celuilalt determină modificarea temperaturii mediului intern și ca urmare, lupta pentru readucerea la această valoare.

a) **Mecanismele termogenezei.** Sistemul muscular reprezintă furnizorul principal de căldură, chiar în repausul fiziologic, datorită masei lui însemnate. În activitate, consu-

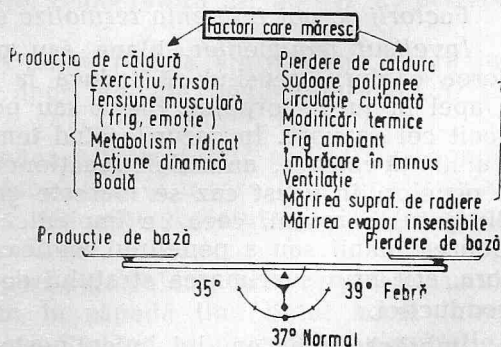


Fig. 287. Mecanismele termoreglării.

mul lor energetic se mărește considerabil și odată cu aceasta, producerea de căldură. De asemenea, creșterea tonusului muscular intensifică arderile. *Frisonarea termică*, la om, la cîine și la cal, care constă în efectuarea de contracții musculare rapide (în ritmul de 5—10/s) sub acțiunea frigului, asigură transformarea unei cantități mai mari de energie în căldură și, prin aceasta, reîncălzirea corpului răcit.

Ficatul deține, de asemenea, un rol important în producția de căldură a corpului, datorită arderilor intense care au loc aici.

Organele viscerele participă ca mici furnizori de căldură.

Factorii ce pot influența termogeneza. În primul rînd aici trebuie considerată activitatea musculară, apoi rația alimentară și starea de nutriție generală a animalului. Omul, în mod conștient, poate adapta activitatea musculară ca și valoarea calorigenă a rației alimentare după anotimp și necesități.

Aport exterior de căldură. Corpul poate să primească căldură de la obiectele mai calde decît el însuși: de la soare sau de la solul supraîncălzit prin radieră directă. Acest tip de aport de căldură este independent de temperatura aerului. Cantitatea de căldură primită prin radiație este redusă la individul îmbrăcat cu haine mai mult sau mai puțin reflectînd căldura sau dacă stă la umbră. În climat deșertic, un individ gol se încălzește mai mult decît unul îmbrăcat ușor, în alb.

Prin urmare, cînd temperatura aerului depășește temperatura pielii, se stabilește un flux caloric de la mediul ambiant către organism; acest aport de căldură este un mare handicap pentru populațiile care trăiesc în climat cald.

b) *Mecanisme termolizei.* Pierderea de căldură se face în mai multe modalități. Iradierea (raze infraroșii și unde electromagnetice), conducția (contactul cu corpurile mai reci) și convecția (mișcarea aerului sau a apei în jurul corpului), sînt cele trei mecanisme principale care realizează 73% din totalul pierderii pe 24 de ore; căldura eliminată pe aceste căi mai este numită și *căldură sensibilă*.

Evaporarea sudorii la suprafața corpului (11%) și evaporarea la nivelul epiteliului pulmonar (12%) amîndouă dau *căldura latentă*.

La acestea se adaugă: încălzirea aerului inspirat (2%), încălzirea alimentelor (1%), cu urina (1%).

Factorii ce pot influența termoliza sînt multipli.

Învelișul tegumentar, blana sau penajul, limitează puternic pierderea căldurii, reușind să reducă la minimum circulația aerului sau a apei în jurul corpului. Blana sau penajul de iarnă este mai eficace decît cel de vară. În cazurile cînd temperatura exterioară coboară sub o anumită valoare, animalele reacționează și prin zburlirea părului sau a penelor; în acest caz se mărește grosimea stratului de aer izolator din jurul corpului, ceea ce împiedică și mai mult pierderea căldurii. Udarea blănii sau a penajului anulează capacitatea izolatoare a acestora, atît prin suprimarea stratului de aer izolator, cît și prin mărirea conducției.

Îmbrăcămintea omului îndeplinește același rol în influențarea pierderilor de căldură ca și blana sau penajul animalelor, adică: menține

în jurul tegumentului un strat de aer izolator cu circulația limitată, limitează suprafața de iradiere și conducție. Cu cât hainele sînt mai groase, cu atît sînt mai bune împotriva răcirii; hainele din lînă sînt mai bune decît cele de bumbac; blana este mai bună decît hainele de stofă. Pe baza experiențelor s-a stabilit că eficiența termoreglatoare descrește în ordinea: puf, blană, lînă, bumbac.

Păsările și mamiferele își schimbă blana și penajul toamna și primăvara prin năpîrlire; omul își „ajustează” în mod conștient îmbrăcăminte după nevoi.

Travaliul muscular intensifică termoliza prin exagerarea transpirației și creșterea ventilației pulmonare. Pentru evaporarea fiecărui litru de sudoare la suprafața corpului se cheltuiesc 580 kcal; aceasta face ca sudația să joace rol important în eliminarea căldurii corporale, la om și la cal. La ciine, pisică, bou, la care numărul glandelor sudoripare este restrîns, ca și la majoritatea păsărilor, surplusul de căldură se elimină în cantitate însemnată prin *polipnea termică* — respirații frecvente superficiale cu gura deschisă, în cursul cărora se evaporă o cantitate mare de apă la nivelul mucoasei faringiene și bucale; uneori, prin scoaterea limbii la exterior, se mărește și mai mult suprafața de evaporare (la ciine, frecvența respiratoare crește de la 20 la 150 și chiar la 300/minut).

Temperatura și umiditatea aerului influențează puternic pierderea de căldură. Aceasta se reflectă în valoarea temperaturilor maxime tolerabile de către om:

— după 2—3 săptămîni de aclimatizare, un individ dezbrăcat, la lucru poate suporta 33°C, cu o umiditate a aerului de 50% și temperatura de sudație de 27°C; același om dezbrăcat, în repaus, suportă 38°C, umiditatea aerului 50%, temperatura de sudație 33°C; într-un curent de aer de 0,5 m/s, umiditatea 50%, suportă 42°C, temperatura de sudație fiind 35°C;

— dacă șederea este discontinuă:

a) pentru o durată de 24 ore, temperatura maximă tolerabilă este de 30—31°C îmbrăcat și 32—33°C pentru un individ numai în șort (sudația este de 3 litri în 4 ore);

b) pentru o durată de o oră, 37—38°C în activitate redusă, tors nud;

c) pentru un timp de 30 minute, temperatura de 40—41°C, activitate redusă sau nulă;

— într-un mediu uscat, un om poate rezista aproximativ o oră la 60°C; într-un mediu saturat cu vapori de apă, temperatura de 37°C i-ar fi fatală.

Pentru animale există de asemenea o *temperatură critică superioară* peste care corpul homeoterm se încălzește și moare prin hipertermie. Astfel, porumbelul ținut trei ore în aer cu temperatura de 38°C moare, avînd o temperatură centrală de 45°C.

Multe animale micșorează pierderile de căldură prin respirarea unui aer încălzit. Ciinele adunat ghem în zăpadă ține botul acum între membre, unde poate respira un aer încălzit prin propria-i respirație. Experiențele au arătat că, găinile rezistă la o temperatură exterioară

mult mai coborîtă dacă au capul într-o incintă cu aer încălzit pe care-l pot respira, decît atunci cînd respiră aer rece.

Irigația sanguină a tegumentului. Creșterea debitului circulator al pielii prin vasodilatație mărește volumul sanguin în contact cu suprafața pielii și intensifică iradierea căldurii ca și sudația, favorizînd astfel pierderea căldurii. Vasoconstricția tegumentară, dimpotrivă, micșorează pierderea.

Grăsimea hipodermică este un bun izolator termic nu numai la mamiferele acvaticе, ci și la multe homeoterme terestre; ea reprezintă și o rezervă energetică condensată, aproape inepuizabilă.

Lupta împotriva încălzirii corpului. Atunci cînd termoliza are o valoare mai scăzută decît termogeneza, cum este în cazul unui travaliu muscular, sau cînd temperatura exterioară întrece nivelul zonei de neutralitate termică, are loc acumulare de căldură și pericolul supraîncălzirii; acum se declanșează lupta împotriva supraîncălzirii.

Lupta fiziologică a animalelor și omului constă în micșorarea termogenezei și intensificarea termolizei. Diminuarea termogenezei, care se realizează printr-o imobilitate relativă, este puțin eficace. Mijlocul principal rămîne intensificarea termolizei prin vasodilatație puternică și sudație exagerată, ori polipnee termică — evaporarea apei la suprafața tegumentului sau la nivelul mucoaselor buco-faringiene reprezintă deci mijlocul principal.

Cînd temperatura ambiantă întrece pe aceea a corpului, are loc o vasoconstricție tegumentară.

Unele animale mai folosesc și imersia în apă (cîinele, bivolul, hipopotamul etc.).

Omul luptă conștient prin ingerarea de alimente slab-calorigene, prin reducerea activităților musculare, printr-o îmbrăcăminte adecvată (subțire și deschisă la culoare), prin ingerarea de răcoritoare, prin băi etc.

Lupta împotriva răcirii corpului. Cînd temperatura exterioară scade sub nivelul de neutralitate termică, se intensifică pierderile de căldură și apare pericolul răcirii corpului.

Lupta fiziologică a homeotermelor în această situație constă în intensificarea și chiar exagerarea termogenezei, concomitent cu micșorarea termolizei.

Intensificarea termogenezei, prin exagerarea arderilor, are loc în primul rînd în ficat și în sistemul muscular, atîngînd nivelul cel mai ridicat în cursul frisonării termice.

De asemenea crește cantitatea de alimente ingerate și în special, a celor mai calorigene.

Micșorarea termolizei se realizează prin: vasoconstricție tegumentară, zburlirea părului și a penelor; micșorarea suprafeței corporale prin ghemuirea în culcuș sau prin adunarea în grup compact a mai multor indivizi; respirarea de aer încălzit prin propria respirație.

Cu cît temperatura exterioară se micșorează, cu atît efortul termoregulator se mărește. Există însă o *temperatură critică inferioară* sub care efortul animalului este depășit, homeotermia este pierdută, tem-

peratura corpului său începe să scadă — se instalează *hipotermia*, deși metabolismul său atinge valoarea de vîrf. Scăderea temperaturii centrale sub 30°C sau 25°C duce la moartea prin hipotermie.

Temperaturile externe minime critice sînt diferite după specii: dintre păsări, gîsca rezistă pînă la —100°C, iar găina —50°C; dintre mamifere, cîinele pînă la —100°C, iar cobaiul doar pînă la —15°C.

În cadrul aceleiași specii valorile pot diferi în funcție de vîrstă, starea de nutriție și gradul de antrenament la frig.

9.3.2.2. Mecanismul integrator al termoreglării

Complexul de factori interni și externi capabili să influențeze pozitiv sau negativ raportul dintre termogeneză și termoliză solicită în permanență capacitatea termoreglatoare a animalelor și omului.

Principala condiție pentru apariția homeotermiei la păsări și mamifere a constituit-o dezvoltarea sistemului nervos cu individualizarea unor *centrii integratori—termoregulatori* la nivelul hipotalamusului, capabili să coordoneze activitatea energetică-oxidativă, ca și fenomenele vasomotoare. Hipotalamusul posterior coordonează lupta împotriva răcirii corpului, pe cînd hipotalamusul anterior coordonează lupta împotriva supraîncălzirii. Distrugerea hipotalamusului transformă animalul homeoterm într-unul poikiloterm — la fel cum se întîmplă și cu animalele sub narcoză.

Posibilitatea elaborării de reacții reflex-condiționate termoreglatoare, la cîine, dovedește că activitatea centrilor hipotalamici este supusă unui control cortical.

Acțiunea reglatoare hipotalamică se face prin mijlocirea sistemului nervos vegetativ simpatic și a celui parasimpatic. De asemenea hormonii tiroidieni și suprarenali (atît medulo-, cît și corticosuprarenali) joacă rol important; participarea hipofizei anterioare este coordonatoare.

Receptorii cutanați de cald și frig reprezintă sistemul fiziologic de informare asupra variațiilor termice ale mediului exterior. La acestea se adaugă înșăși sensibilitatea termică a centrilor hipotalamici.

Sistemul efector este foarte complex și cuprinde toate structurile ce participă atît la producerea de căldură, cît și la pierderea acesteia, așa cum s-a arătat la punctul despre „Mecanismele termoreglatoare”.

9.3.3. ANIMALELE HIBERNANTE

O serie de homeoterme din regiunea noastră și mai nordică cad într-o stare de somn în timpul iernii. Așa sînt toate chiropterele; dintre insectivore, ariciul și cîrțița; marmota, popîndăul, hîrciogul, guzganul de munte, hamsterul, dintre rozătoare.

Fenomenele acestea de somn periodic, hibernal, au o durată variabilă și sînt în funcție de o serie de cauze și în primul rînd de condițiile climatice: în medie, hibernarea durează 2—3,5 luni; la marmotă se prelungește pînă la 5—6 luni. Somnul hibernal însă nu este continuu; el are un caracter fazic, fiind constituit din perioade lungi de somn întrerupte de faze scurte de trezire — la marmotă, periodicitatea este de 21—28 zile.

În cursul hibernării procesele de metabolism suferă modificări ce se caracterizează printr-o scădere accentuată a consumului de oxigen, deci prin micșorarea termogenezei; aceasta are drept urmare dereglarea proceselor de termogeneză care se manifestă printr-o scădere accentuată a temperaturii corpului. În cursul hibernării, temperatura liliecilor scade pînă la 6,4—7,7°C, iar a hîrciogului la 5,7°C. Cînd temperatura atinge o valoare critică, care ar fi +4°C, animalele se trezesc și prin mișcări energice, își ridică temperatura corpului.

Trezirea și reîncălzirea corpului se face destul de repede — hîrciogul se reîncălzește și se trezește complet în timp de 2—3 ore, ceea ce dovedește o uimitoare capacitate termogenetică.

La baza apariției somnului hibernal, a profunzimii și duratei lui stau o serie întreagă de modificări ale condițiilor de existență, avînd un caracter periodic, și de modificări petrecute în animalele înseși, care survin în cursul adaptării la aceste modificări.

Au putut fi observate astfel de modificări privind regimul gazelor din sînge, activitatea secretorie a stomacului, ritmul contracțiilor cardiace, metabolismul proteic. Unii pun apariția hibernării pe seama acumulării de săruri (de magneziu) în sînge, care ar avea o acțiune narcotizantă. Hipofiza și tiroida involvează în cursul somnului hibernal.

Cu siguranță că la baza somnului hibernal trebuie să se găsească o serie de modificări periodice ale sistemului nervos vegetativ, ale organelor cu secreție internă, ale organelor hematopoetice. Se constată astfel modificări periodice ale glandei tiroide, modificări începute încă înainte de hibernare.

Toate aceste modificări sînt prezidate de sistemul nervos central și în special de emisferile cerebrale.

9.3.4. STĂRI DE HIPOTERMIE PROVOCATĂ

Instalarea *hipotermiei naturale* la animalele hibernante, cunoașterea acestui fenomen ciclic, a deschis calea studiilor privitoare la posibilitatea realizării unei hipotermii artificiale la mamifere și la om.

Hipotermia spontană, fenomen accidental, s-a instalat la unii indivizi sănătoși, supuși în mod cu totul accidental la acțiunea frigului sever. Imersia totală în apa rece în cursul unor naufragii sau frigul excesiv în timpul unor ascensiuni, au depășit eficiența mecanismelor termoreglatoare și, ca urmare, scăderea temperaturii interne la 29—31°C, cu pierderea conștiinței; la temperaturi centrale sub 25°C survenea moartea.

Hipotermia experimentală sau artificială s-a putut obține mai ales utilizându-se substanțe hipotermizante (derivați ai fenotiazinei de tipul clorpromazinei), care acționează ca adrenolitici ce deconectează sistemul nervos vegetativ periferic de termostatul hipotalamic. În 1911, J. Lefèvre reușește să coboare temperatura centrală a unui iepure la 20°C, fără ca să survină moartea. În 1951, Andjus a ajuns să răcească la 0°C un șobolan și să-l reanimeze după o oră prin încălzirea locală a inimii; hamsteri au fost răciți la -5°C și au supraviețuit.

După 1962, la oameni în hipotermie profundă, la 10,8°C și chiar 9°C, s-au putut face intervenții pe inima deschisă, oprită, fără circulație extracorporală, timp de 45—60 minute, o situație de confort operator de nerealizat în normotermie.

Importanța acestor probleme este foarte mare nu numai pentru chirurgia cardiacă ori cerebrală, ci și pentru asigurarea unor condiții optime viitorilor navigatori spațiali.

9.4. NEVOILE ALIMENTARE ALE ANIMALELOR ȘI ALE OMULUI

Condiția indispensabilă vieții animalelor și a omului este aportul permanent de alimente și oxigen de la exterior.

Din punct de vedere fiziologic, alimentele sînt complexe chimice care conțin în structura lor elemente plastice, elemente energetice, săruri minerale și biocatalizatori, capabile să asigure funcționarea sistemelor metabolice ale organismului la nivelul cel mai ridicat.

După cum în structura lor predomină elementele plastice sau cele energetice, alimentele se pot grupa în: a) alimente plastice; b) alimente energetice.

9.4.1. REGIMURI ALIMENTARE

Dacă ne referim numai la om, putem spune că, în general, regimul alimentar al tuturor popoarelor se compune din cereale (consumate sub formă de pâine, paste făinoase etc.), din lapte, carne, legume și grăsimi, ca alimente complementare.

În regiunile muntoase și deluroase cu pășuni întinse, pe lângă cereale, alimentul complementar de bază este laptele, cu toate derivatele lui; acesta este un „regim de tip arhaic”, voluminos.

În regiunile industriale se observă o preferință pentru un regim substanțial și mai puțin voluminos, constînd din vegetale energetice (pâine, cartofi, zahăr), din albumine (carne, pește, lapte) și din grăsimi (unt, untură, slănină).

În regiunile polare predomină carnea și grăsimile.

Pentru o alimentație științifică, problema care se pune este stabilirea unui astfel de regim alimentar încât să corespundă atât consumului energetic, cât și nivelului plastic, de autoreînnoire permanentă; de asemenea este necesar și un anumit volum care prin acțiunea excitatoare mecanică și chimică să asigure un tranzit digestiv normal.

9.4.2. NEVOILE PLASTICE ȘI ACOPERIREA LOR

9.4.2.1. Nevoile de proteine

Un adult, chiar în stare de inanție, elimină zilnic prin urină o anumită cantitate de produși azotați de catabolism, rezultați din utilizarea a 60—100 g proteine tisulare proprii. Pentru a suplini această pierdere zilnică, organismul trebuie să primească prin alimentație o cantitate suficientă de proteine exogene care să suplinească uzura.

„Minimul fiziologic de albumine” — cantitatea cea mai mică de proteine care menține organismul în echilibru azotat — este de 60—100 g proteină în 24 ore, care trebuie să fie asigurată de rația alimentară.

„Coeficientul de utilizare digestivă” (C.U.D.) al diverselor proteine alimentare este foarte diferit de la un aliment la altul (tab. 29).

În general, proteinele vegetale sînt mai greu digerabile și absorbabile decît cele animale, și aceasta cu atît mai mult cu cît conțin cantități mai mari de celuloză.

Măcinarea și prepararea la care sînt supuse alimentele vegetale, le mărește gradul de utilizare digestivă, prin aceea că provoacă distrugerea membranelor celulozice. La animalele ierbivore — în special la rumegătoare — aceasta se face sub acțiunea microflorei simbiote. La om C.U.D este puternic influențat de felul în care sînt preparate alimentele.

Tabelul 29

Valoarea coeficientului de utilizare digestivă (C.U.D.) a cîtorva alimente, la om

Proteine din :	C.U.D.
Carne de vită	86,9
Carne de pește proaspăt	97,7
Carne de pește sărat	92,9
Lapte de vacă	91,9—99,4
Lapte sterilizat	94,9
Albuș de ou fiert	86,0
Pîine albă	73,4—93,7
Pîine integrală	69,5—84,3
Pîine de secară	68,8—69,7
Fasole boabe	69,7—76,0
Mazăre boabe	72,1—82,5
Lînte boabe	59,0
Cartofi noi	94,7
Cartofi vechi	79,3—89,7
Varză	74,7—81,8
Morcovi	61,0

se face sub acțiunea microflorei simbiote. La om C.U.D este puternic influențat de felul în care sînt preparate alimentele.

Gradul de utilizare metabolică, de transformare în proteină proprie — sau „valoarea biologică a proteinelor” — depinde de poziția lor chimică; cu cît o proteină este mai complexă și conține un număr mai mare de aminoacizi, cu atît prezintă o valoare biologică mai mare. Valoarea biologică este condiționată, în primul rînd, de conținutul în aminoacizi esențiali: ciclici (tirozină și triptofan), diaminați (lizină) și sulfurați (cisteină).

Valoarea biologică a proteinelor din câteva alimente, la om

Felul alimentelor	Felul proteinelor	Valoarea biologică a proteinelor
Brinză	Cazeină-lactalbumină	Completă
Porumb	Gluteină, zeină	Completă, incompletă (lipsă de lizină și triptofan)
Ouă	Ovalbumină, ovovitelină	Completă
Carne	Albumină, miozină	Completă
Lapte	Cazeină, lactalbumină	Completă
Fasole	Fazeolină	Incompletă
Mazăre	Legumină	Incompletă
Cereale	Gliadină	Parțial incompletă

Valoarea biologică a proteinelor din câteva alimente este dată în tabelul 30.

Ținând seama de gradul de utilizare digestivă și metabolică a diferitelor proteine de către om, se poate stabili cantitatea din diferitele alimente care să asigure „minimum fiziologic de albumine” (tab. 31).

Dar coeficientul de utilizare digestivă și metabolică mai depinde și de compoziția regimului alimentar și de aportul de glucide, lipide și săruri minerale. În cazul unui regim bogat în grăsimi și cantitatea de proteine necesare realizării minimumului fiziologic azotat este mai mare. În cazul când cantitatea de glucide este suficientă, minimum fiziologic azotat scade și el, din cauza acțiunii de cruțare pe care o au glucidele asupra albuminelor; efect asemănător cu acela al glucidelor au și sărurile minerale, în special mineralele alcaline, care neutralizează acizii minerali (fosforic și sulfuric) ce apar în cursul degradării proteinelor. În lipsa mineralelor alcaline, prin acești acizi proteinele stimulează (acțiunea dinamică specifică lor) degradarea proteinelor tisulare.

Din această cauză cantitatea de proteine din rația alimentară trebuie să corespundă unui „*minimum practicum*”. Acesta acoperă nevoile organismului, menținându-l într-o stare de sănătate și din această cauză se mai numește și „*rația optimă de proteine*”.

S-a stabilit ca necesar zilnic în proteine, pentru un om adult care face un travaliu mijlociu cu o cheltuială de energie de 3000—3500 kcal, o cantitate de 80—127 g proteine sau 1,0—1,5 g proteină pentru fiecare kg de greutate corporală; din această cantitate 37—40 g trebuie să fie de origine animală.

Rația de efort trebuie că conțină cantități ceva mai mari de proteine, pentru că există un paralelism între desfășurarea proceselor energetice și plastice din organism (tab. 32).

Tabelul 31

Cantitatea diferitelor alimente care poate asigura „minimum fiziologic de albumine”

Felul alimentului	Cantitatea g	Proteine proprii, g
Carne	93	19,5
Porumb	210	19,0
Piine	270	19,0
Lapte	545	19,8
Cartofi	1458	19,0

**Intensitatea efortului și nevoia zilnică de proteine,
la om**

Profesiunea și intensitatea efortului	Canțitatea de proteine zilnice	Valoarea energetică totală a rației zilnice	Valoarea calorică a proteinelor exprimată în % din valoarea totală a rației
Sedentară	107 g	2535	15,5%
Munci industriale mijlocii	125 g	2215	13,9%
Fotbaliști	138 g	3921	12,0%
Munci agricole intense	161 g	4782	12,5%
Munci agricole foarte intense	182 g	5571	12,0%

Excesul de proteine în rația alimentară este, din punct de vedere fiziologic, inutil, mai mult chiar, este nociv, iar din punct de vedere economic este nerentabil.

Pentru organismul în creștere și dezvoltare rația optimă de proteine trebuie să fie proporțional mai mare, pentru a putea suplini uzura proteinei proprii și, în același timp, să asigure clădirea de țesuturi noi. Iată câteva date în tabelul 33.

**Vîrsta și nevoia zilnică,
minimă de proteine, la om**

Vîrsta	Proteine pentru fiecare kg de greutate corporală
1—3 ani	3,5 g
3—5 ani	3,0 g
5—12 ani	2,5 g
12—15 ani	2,5 g
15—17 ani	2,0 g
17—21 ani	1,5 g
peste 21 ani	1,0 g

Tabelul 33

Ridicarea valorii biologice a proteinelor. Prin amestecarea cu proteine valoroase (lapte, mușchi, viscere) valoarea biologică a proteinelor inferioare (cereale, legume) poate fi mult ridicată peste media aritmetică a componentelor. Proteinele laptelui amestecate cu cele din făina de porumb în proporție de 20% au un efect de corijare complet, adică ridică valoarea proteinelor din porumb pînă la cea a laptelui. De asemenea, carnea de vită, a cărei valoare biologică este egală cu 69, amestecată în proporție de

30% cu făină albă de grâu, cu valoarea biologică de 52, ridică valoarea amestecului pînă la 73. Sau, cu alte cuvinte, un amestec de 100 g carne și 200 g făină albă are o valoare nutritivă mai mare decît 300 g carne.

Cunoașterea acestui proces are o importanță practică deosebită atît pentru alimentația omului, cît și pentru alimentația animalelor. Un regim alimentar cît mai variat și cît mai bogat asigură necesarul zilnic în proteine.

9.4.2.2. Nevoile de lipoizi

Alături de proteine, printre elementele plastice trebuie să considerăm și lipoizii, cu toate că au și valoare energetică ridicată; lipoizii intră în mod normal în constituția protoplasmelor și membranelor celulare, a unor hormoni și vitamine etc.

Dintre lipoizii nefosforați, *colesterolul* are rol plastic esențial; el intră, alături de lecitină, în structura membranelor celulare și ia parte importantă la reacțiile fizico-chimice celulare, nutritive sau de apărare; joacă rol în geneza hormonilor cortico-suprarenali și genitali și a vitaminelor D; de asemenea, intervine în transportul și metabolismul lipidelor.

În sine există colesterol în cantitate de 1—2 g %, fie sub forma de esteri ai colesterolului, fie sub forma de colesterol ca atare. În alimente se găsește în cantitate destul de mică: gălbenuș de ou 2 g %, creier 2 g %, unt 0,44 g %, rinichi de vacă 0,35 g %, ficat de vacă 0,25 g %, lapte 0,02 g %.

Un alt lipoid, care nu poate fi sintetizat de către organismul omului este *lecitina* — un glicerofosfat combinat cu o bază aminată, colina. Lecitina constituie un element normal de constituție a țesuturilor animale și vegetale și din această cauză aportul ei este asigurat prin orice fel de alimente.

9.4.3. NEVOILE DE SĂRURI MINERALE ȘI VITAMINE

Nevoile de substanțe minerale au fost arătate la capitolul despre metabolismul intermediar și nu mai revenim asupra lor.

Nevoile de vitamine (au fost tratate la Biochimie).

9.4.4. NEVOILE ENERGETICE ȘI ACOPERIREA LOR

Rația alimentară zilnică trebuie să conțină cantități suficiente de elemente energetice (glucide și lipide) din utilizarea cărora să rezulte energia necesară, în ritmul cheltuielii. Atunci când consumul de energie se face într-un timp scurt, însă cu intensitate mare, este bine ca în rația alimentară să intre multe glucide — așa este cazul sportivilor. Când consumul de energie se face timp mai îndelungat (de 6—8—12 ore), dar cu intensitate mai mică, este bine ca în rația alimentară să intre multe lipide — așa cum este cazul tăietorilor de lemne, al cosărilor etc.

9.4.4.1. Nevoile de glucide

Cerealele reprezintă elementul de bază al tuturor regimurilor alimentare; în alimentația omului se folosesc sub formă de pâine, paste, mămligă și chiar sub formă de făină în diferite sosuri. Valoarea lor alimentară depinde de gradul de extracție, de măcinatul și de prepara-

rea lor. S-a discutat și se discută însă dacă pâinea neagră este mai hrănitoare decît pâinea albă și invers. Pâinea neagră conține mai multe săruri minerale și vitamine (din complexul B, ori A și chiar PP) decît cea albă și mai multă celuloză.

În schimb, pâinea albă se asimilează mai bine decît cea neagră (230 g piine albă au o valoare nutritivă ca 350 g piine neagră).

Într-un regim alimentar variat, care cuprinde mai puțină piine și mai multe alimente protectoare, este bine să se folosească pâinea albă, dar într-un regim alimentar mai puțin variat, în care cerealele constituie 50—70%, este bine să se folosească piine și făină integrală.

Cartofii constituie un aliment energetic mai puțin concentrat decît cerealele, care mai conțin și cantități importante de vitamine C, B₁, PP și P și de săruri minerale alcaline. Prezintă un inconvenient — conține o cantitate mare de apă și prin aceasta încarcă tubul digestiv.

Pastele făinoase preparate cu ouă, unt, lapte, au o valoare nutritivă ridicată, mai ales atunci cînd li se adaugă nuci, brînză, zahăr, marmeladă.

Un aliment bun îl constituie *fulgii de ovăz* care, pe lîngă săruri minerale (fosfați organici, lipide, vitamina D), mai conțin o substanță, *avenaza*, cu acțiune stimulatorie nervoasă și musculară.

Orezul este alimentul de bază al populațiilor asiatice; este mai sărac în substanțe proteice decît grîul, dar conține în cantitate însemnată un aminoacid esențial, triptofanul.

9.4.4.2. Nevoile de lipide

Sînt acoperite prin consumarea grăsimilor animale și vegetale: untul, untura, slămina, șunca, carnea grasă, uleiurile vegetale (de măsline, de floarea soarelui, de porumb etc.).

9.4.5. COMPOZIȚIA RAȚIEI ALIMENTARE

După toate cele spuse pînă acum referitor la nevoile organismului animal și ale omului și la capacitatea diferitelor alimente de a suplini aceste nevoi, să vedem care este rația alimentară necesară pentru 24 de ore. Cantitatea de alimente ce trebuie să intre în rația alimentară constituie *standardul fiziologic alimentar*.

Cantitatea de alimente pe care o consumă efectiv un om în 24 de ore formează așa-numita *rație alimentară brută*. După digestie, cea mai mare parte a acestor alimente este absorbită. O parte însă se elimină la exterior sub forma de fecale. Rația alimentară brută nu exprimă deci nevoile reale ale organismului, ci numai ceea ce el ingeră zilnic; aceasta poate fi însă mai mult sau mai puțin decît nevoia reală și depinde de posibilitățile concrete de alimentație.

Într-o alimentație științifică este necesar să se cunoască cît mai exact cantitatea de alimente necesare zilnic pentru menținerea unei greutăți constante în condițiile efectuării unei munci productive, o

stare de sănătate normală și care să asigure o descendență normală. Acesta constituie *rația alimentară netă*.

Într-o alimentație normală, rația brută este mai mare decât rația netă, cu 20—30%.

În general, un regim alimentar echilibrat ar trebui să conțină derivate ale cerealelor (pâine, macaroane etc.), 30% din valoarea energetică totală a rației; lapte 13%; legume și fructe 15%; grăsimi și uleiuri 17%; zahăr și dulciuri 10%; ouă, brânză, carne, pește 15%.

Tabelul 34 poate fi utilizat la stabilirea unor rații alimentare adecvate.

Tabelul 34

Valoarea energetică și metabolică a principalelor alimente consumate de către om

Denumirea alimentelor	Compoziția chimică %				Conținutul în calorii la 100 g greutate
	Substanțe azotate	Grăsimi	Glucide	Săruri minerale	
Carne de vacă slabă	20,57	2,01	—	1,21	80,0 kcal
Carne de vacă grasă	18,38	21,40	—	0,99	214,0
Carne de porc slabă	20,08	6,63	—	1,10	116,5
Carne de porc grasă	14,54	37,34	—	0,72	328,5
Carne de berbec grasă	16,36	31,07	—	0,93	277,5
Carne de pasăre	19,84	5,10	1,07	1,14	107,5
Ficat	19,38	4,65	2,08	1,56	109,0
Creier	9,00	9,30	—	1,10	117,0
Salam fiert	14,15	14,96	4,01	2,83	208,5
Salam proaspăt	19,46	0,28	—	1,04	44,0
Slănină de porc	11,04	68,35	—	4,81	647,0
Pește uscat	41,30	14,20	—	14,20	196,5
Crap	20,41	1,47	—	1,30	52,0
Scrumbie sărată	18,43	14,48	—	13,88	129,0
Ouă de găină	12,55	12,11	0,67	1,12	140,0
Lapte de vacă integral	3,39	3,69	4,94	0,72	65,5
Smântină	4,34	26,23	1,72	0,56	256,0
Brânză de vacă slabă	14,58	0,59	1,16	1,16	68,0
Unt proaspăt de vacă	1,07	86,57	0,60	1,16	787,5
Unt topit	—	98,12	—	0,22	885,0
Pâine de grâu cal. I	6,81	0,54	57,80	0,88	258,0
Pâine de seară	7,84	0,73	43,70	1,55	187,6
Griș	9,43	0,94	75,92	0,40	342,2
Fidea, macaroane	10,88	0,62	75,55	0,64	384,5
Orez fiert	4,70	3,40	14,30	—	109,4
Cartofi proaspeți	2,14	0,22	19,56	0,98	52,5
Piure de cartofi	2,60	3,20	18,80	—	118,0
Mazăre verde	25,78	3,78	52,99	2,89	284,0
Morcovi	1,18	0,29	9,06	1,03	30,5
Varză proaspătă	1,83	0,18	5,05	1,18	19,5
Salată verde	1,58	0,22	2,38	0,90	12,0
Spanac	3,71	0,50	3,61	2,00	22,0
Roșii	0,95	0,19	3,99	0,61	15,0
Miere de albine	1,42	—	79,89	0,24	315,0
Ciocolată în batoane	6,27	22,20	63,39	2,26	427,5
Uleiuri vegetale	—	99,50	—	—	879,0
Mere proaspete	0,40	—	12,13	0,42	41,5
Struguri proaspeți	1,01	—	15,21	0,48	53,0
Fragi proaspeți	0,59	0,45	6,24	1,82	23,6
Caise proaspete	1,16	—	11,01	0,56	37,5

9.5. REGLAREA APORTULUI ALIMENTAR

În condiții normale de viață, omul și multe animale au un ritm zilnic de hrănire ce le asigură realizarea și menținerea unui echilibru energetic și material; în această situație trebuie să admitem că aportul alimentar egalează consumul. În cazurile în care aportul întrece consumul, corpul crește în greutate și invers, când consumul este mai mare decât aportul corpul scade în greutate.

Problema prezintă un interes deosebit, atât din punctul de vedere al unei alimentații științifice-raționale, cât și din acela al sănătății publice. Pentru exemplificare, este de ajuns să ne referim la figura 288 privitoare la efectul creșterii exagerate a greutății corporale asupra duratei de viață a omului de vârste diferite.

Reglarea bilanțului de energie și materie, implicit a greutății corpului, constatate pe timp îndelungat, implică o extraordinară precizie a ajustării medii a intrărilor și ieșirilor. Care sînt mecanismele de comandă și de control cantitativ și calitativ al consumului alimentar și cum se pot explica performanțele lor reglatoare?

Cu 30 de ani în urmă, aceste mecanisme fiziologice erau doar bănuite. Stabilirea unor sisteme tehnice de înregistrare automată a prinzurilor cu frecvența și durata lor în consum liber a animalelor cu care s-a experimentat, ca și perfecționarea metodelor de investigație funcțională a sistemului nervos central au dus la concluzii foarte interesante și clare.

Astfel, s-a arătat pe de o parte că mecanismele nervoase și metabolice de comandă a consumului alimentar participă activ la reglarea bilanțului energetic și al greutății corporale și pe de altă parte că intervenția lor reglatoare este efectivă pe durate minimale de ordinul a 24 de ore la 48 ore de consum liber.

Paralel, s-a demonstrat existența unor fenomene analoage privind selecția alimentelor în funcție nu numai de bilanțul energetic, ci și de bilanțul material. Șobolanii au dovedit o remarcabilă abilitate de a selecționa, printr-o alegere de alimente, cantitățile de proteine, de vitamine, de săruri minerale, adaptate la metabolismul lor nutrițional și la variațiile sale. Astfel, s-au arătat capabili ca aproape imediat să-și adapteze consumul de NaCl după suprarenalectomie; sau să manifeste o respingere a hidrocarbonatelor în profitul lipidelor când erau făcuți diabetici; de asemenea, manifestau un consum preferențial pentru o anumită vitamină când erau carențați în aceasta.

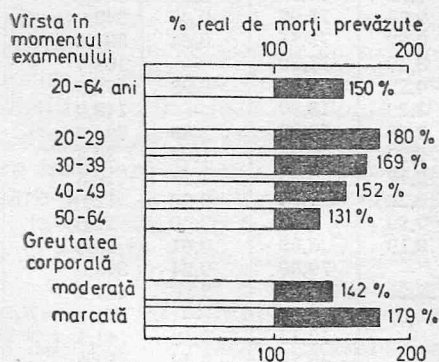


Fig. 288. Efectul supracreșterii în greutate asupra duratei de viață a oamenilor (după J. T e p p e r m a n).

9.5.1. MECANISMUL REGLATOR AL CONSUMULUI DE ALIMENTE

Mecanismul care declanșează căutarea și ingerarea alimentelor este acela al foamei; el face să intervină stimuli humorali sau metabolici, chemoreceptori interni ca și centri integratori, asigurând echilibrul energetic și material al corpului, perfect măsurabil ca și alți parametri fiziologici.

Foamea este o alarmă specifică a sistemului nervos central elaborată pe baza unui complex informațional chemoreceptor cu răspîndire largă în organism și, în special, în hipotalamus ca și în ficat.

De fapt, pentru a explica originea senzației de foame și a comportamentului determinat de aceasta, s-au elaborat mai multe teorii: a) teoriile periferice sau locale, și b) teoria centrală.

a) *Teoriile periferice* puneau accentul pe constatarea că senzația de foame coincide cu apariția sau intensificarea unor contracții gastrice la om și la animale. Extirparea stomacului la acestea antrenează însă o creștere a ritmului ingestelor. De asemenea, se asociau hipoglicemia postinsulinică și contracțiile gastrice ce o însoțesc, cu senzația de foame ce apare în astfel de situații.

b) *Teoria centrală* pune accentul pe existența unui mecanism integrator situat în sistemul nervos central (fig. 289).

Distrugerea nucleilor ventro-mediani ai hipotalamusului (NVMH) declanșează, la șobolan și la majoritatea mamiferelor, o hiperfagie foarte intensă; animalul crește în greutate și se încarcă de grăsime astfel, că în mai puțin de o lună poate să-și dubleze greutatea. La un anumit nivel de obezitate, hiperfagia se atenuază și animalul se menține în această fază, zisă statică. NVMH ar juca deci rolul unor *centri de sațietate*. Excitarea lor, la animalul care mănîncă intens după o perioadă de înfometare, are drept urmare încetarea bruscă a hrănirii.

După distrugerea nucleilor laterali hipotalamici (NLH) se instalează afagie și adipisie totală — animalul moare de inaniție fiind culcat pe alimentele obișnuite. NLH ar juca rolul unor *centri ai foamei*. Excitarea lor la animalul care abia și-a încetat prînzul obișnuit, face ca acesta să înceapă să ingere cu mare grabă alimentele.

În conformitate cu „teoria glucostatică”, factorul humoral al foamei este constituit de către glucopenie sau glucoprivație celulară asociată în mod general, cu hipoglicemia. Glucoreceptorii ar fi localizați în NVMH (glucoreceptorii sațietății), în NLH (glucoreceptorii foamei) și în ficat.

Experiențe de lezionare prin stimulări electrice și, mai recent, de

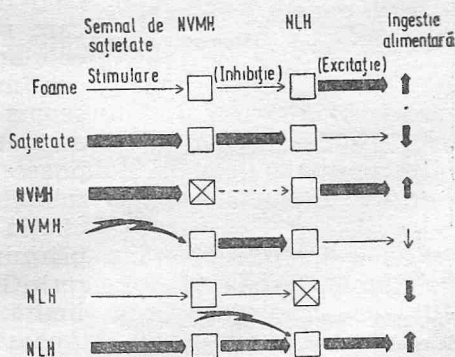


Fig. 289. Schemă privind rolul nucleilor ventromediani ai hipotalamusului (NVMH) și al nucleilor laterali (NLH) în comportamentul alimentar (după J. Tepperman a n).

stimulare prin microinjecții locale cu mediatori nervoși sau agenți farmacologici exclud existența unui centru precis circumscris hipotalamic.

De asemenea, numeroase date experimentale sugerează că transmisia la structurile hipotalamice (NVMH, NLH) a mesajelor nervoase de la receptorii olfactivi-gustativi este responsabilă de conduita cantitativă și calitativă a comportamentului de ingerare a hranei. Șobolanul, privat în mod chirurgical de miros, trece la un consum alimentar fragmentat, aproape continuu. La fel — șobolanul suprarenalectomizat nu mai manifestă preferința pentru NaCl după secționarea nervilor gustativi.

Reiese că numai sistemul glucosensibil — glucoreceptor — nu este suficient să asigure controlul alimentar.

„Teoria lipostatică” — formulată pe baza a numeroase date experimentale — scoate în evidență rolul important ce revine mecanismului neuroendocrin, care asigură menținerea constantă a rezervelor adipoase și controlează fluctuațiile restrânse ale acestora. În același timp, ea asigură o înțelegere mai completă a mecanismului metabolic, care stă la baza comportamentului alimentar.

Rezumând, putem spune că mecanismul nervos central integrator, la mamifere, cuprinde un sistem complex de centri de la nivelul hipotalamusului, al rinencefalului și al cortexului cerebral. El prelucrează și valorifică toate aferențele specifice de la glucoreceptori, de la sistemul lipostatic, olfacto-gustativ, ca și de la cel gastric. Pe această bază informațională complexă, el ajustează cu o extremă precizie intrările și ieșirile de energie.

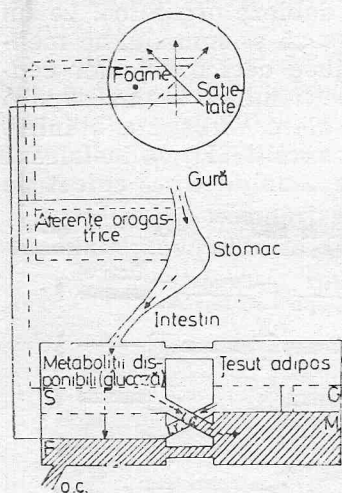


Fig. 290. Schema mecanismului de control al bilanțului energetic:

S — nivelul încărcării calorice la care apare sațietatea; F — pragul critic al disponibilității de glucoză la care apare foamea; O.C. — oxidări celulare; L.Y. — lipoliză; L.G. — lipogeneză; G — plafonul masei adipoase; M — limita inferioară a utilizării rezervei adipoase.

În figura 290 se redă schematic sistemul de control ce asigură reglarea bilanțului energetic și a greutateii corporale prin reglarea ingestiei alimentare. O scădere a disponibilității de glucoză pînă la un prag critic (F) realizează alarma centrală de foame și declanșează consumul. Aceasta se întrerupe cînd încărcarea calorică atinge nivelul (S) care realizează astfel sațietatea. Oxidările celulare (O.C.) — cheltuielile energetice sînt continue; sinteza grăsimilor de rezervă pe seama ingestiei (lipogeneza-L.G.) asigură un anumit plafon (G) al masei energetice adipoase; această sinteză, prin retragerea metabolitului, amîină sațietatea, accelerează oscilația feed-back a glucozei, deci frecvența prînzurilor. O mobilizare a acestor rezerve (prin lipoliză-L.Y.) se poate face pînă la o limită inferioară (M) a rezervei adipoase. Această mobilizare amîină foamea și încetinește oscilația feed-back a glucozei, deci frecvența prînzurilor. Acțiunea stimulatorie a alimentelor la nivelul bucal este la originea unui consum anticipat prin retroacțiune pozitivă sau negativă.

9.5.2. MECANISMUL REGLATOR AL CONSUMULUI DE APĂ

Mecanismul fiziologic care asigură căutarea și ingerarea apei este *setea*, care devine astfel un important factor de reglare a concentrației osmotice și a volumului lichidelor corporale. Problema aceasta a fost discutată la capitolul despre metabolismul apei și al sărurilor minerale.

Asupra originii și apariției senzației de sete s-au formulat, ca și pentru foame, două teorii: a) teoria locală sau periferică; b) teoria metabolică.

a) *Teoria locală* — periferică, localizează și asociază setea cu uscarea mucoasei buco-faringiene, deci cu o insuficiență secretore salivară și a mucoaselor; umezirea acestora o suprimă în mod temporar, ca și anestezia prin cocainizare.

b) *Teoria metabolică*, consideră că setea, ca fenomen nervos central, își are originea într-un deficit general de apă al organismului; ca urmare, crește osmolaritatea mediului interior. Aferențele specifice de la osmoreceptori și de la voloreceptori sînt integrate cu cele despre uscarea mucoaselor buco-faringiene în centrii nervoși integratori cortico-hipotalamici care, la rîndul lor, asigură comportamentul adecvat de căutare și ingerare a apei, ca și dozarea pierderilor de apă prin sistemul renal (v. și „Reglarea metabolismului apei și sărurilor minerale”).

În rezumat, reglarea ingestiei alimentare și a apei reprezintă un fel de ajustare ritmică, cu periodicitate fiziologică, ca și respirația, echilibrul hidric, somnul și veghea și un mare număr de alte reacții vitale. Reglarea acută poate fi realizată de către o serie de semnale ce cuprind ADS a hranei consumate, nivelul de utilizare al glucozei, evenimentele metabolice din țesutul adipos, informațiile cu localizare orogastrică și multe altele. Echilibrul cu scadență lungă poate fi obținut printr-o integrare complexă la nivelul sistemului nervos central pe baza analizei unui mare număr de factori.

9.5.3. INANIȚIA ȘI SUBNUTRIȚIA

De regulă, nutriția animalelor și omului are un caracter exogen, adică se petrece pe seama alimentelor luate din mediul exterior înconjurător. În afara acestei forme fundamentale se mai cunoaște însă și o nutriție endogenă care are loc pe seama substanțelor corporale proprii.

O formă deosebită și, în același timp, expresia extremă a nutriției endogene este starea de inaniție. Din punctul de vedere al fiziologiei comparate, starea de inaniție poate să se producă în urma condițiilor de viață nenaturale, cînd organismul este lipsit de hrana din afară sau în cursul unor perioade speciale din viața lor.

Inaniția naturală apare ca o condiție normală de viață a unor specii; exemple sugestive oferă peștii migratori în cursul perioadelor de migrație, animalele hibernante în perioada de amortire a lor, insectele în perioada de metamorfoză etc.

În tot timpul cît urcă în susul apelor dulci sau cînd coboară în mări, peștii migratori nu se mai hrănesc cu alimente din afară. În tot acest timp însă, în corpul lor au loc procese intense de catabolism pe seama substanțelor proprii, ceea ce are drept urmare o scădere a greutății lor corporale în tot timpul migrației. La acipenseride, scăderea medie în greutate este de 25%. Energia necesară înotului în apă se eliberează prin procese de oxido-reducere, pe seama substanțelor proprii; de asemenea, sinteza elementelor sexuale se face pe seama glucidelor, lipidelor și protidelor corporale — de constituție.

Fenomene asemănătoare au loc și în timpul perioadei de somn hibernal.

Nevertebratele și vertebratele inferioare sînt mai rezistente la lipsa alimentelor decît vertebratele superioare, homeoterme. Multe amfibii și reptile pot trăi fără hrană exogenă și un an de zile; lipitoarea *Hirudo medicinalis* poate trăi fără hrană 1 an și jumătate.

În perioada de nutriție endogenă, substanțele proprii sînt utilizate într-o anumită ordine: mai întîi și cu predilecție sînt consumate glucidele (glicogenul), apoi lipidele și la sfîrșit protidele. La melcul de grădină, într-o inaniție de 54 zile, s-au consumat: 93—98% glucide, 87,02% lipide și 23,70% protide. La insecte se utilizează însă mai multe lipide și protide decît glucide. Chiar în inaniție, valoarea glicemiei se menține multă vreme constantă, deși glucidele de rezervă s-au epuizat demult. Protidele sînt utilizate numai în stadiile mai înaintate ale inaniției, în cantitate mai mică decît nutriția exogenă, însă constantă; numai înaintea morții prin inaniție cantitatea de proteine consumate crește.

Inaniția accidentală — nenaturală. Lipsa alimentelor și a apei determină, la om, cele două senzații caracteristice: senzația de foame și senzația de sete; la animale, determină comportamentul specific de căutare și ingerare a hranei și a apei.

Senzația de foame se manifestă, în timp, cu intensitate diferită: la început, în primele cîteva zile, ea este foarte puternică, după care timp slăbește treptat.

Setea apare în urma lipsei apei, în urma unei transpirații abundente, în urma unei hemoragii mijlocii și mari etc., localizîndu-se la nivelul mucoaselor buco-faringiene care sînt „uscate”. Ea evoluează diferit de senzația de foame: se intensifică pe măsură ce trece timpul și devine de la o vreme chinuitoare.

Toate fenomenele ce apar în organismul animal în urma lipsei de alimente, evoluează diferit la animalele poikiloterme și la cele homeoterme: la primele se desfășoară foarte lent; de asemenea, timpul de supraviețuire este mult mai lung la primele decît la ultimele.

Chiar din primele zile de inaniție greutatea corpului scade: cînd această scădere atinge aproximativ 40% din greutatea lui medie, survine moartea. Pierderea în greutate se datorește pierderii continue de apă, CO₂ și N prin urină; toate acestea provin din utilizarea substanțelor proprii (fig. 291).

Durata inaniției și pierderea de greutate depinde de specia considerată și, pentru aceeași specie, de talia indivizilor. În general, cu cît

taliea este mai mică și pierderea este mai mare și în consecință și durata de supraviețuire este mai scurtă. Iată câteva date:

Porumbelul de 400 g pierde	5,5 g/kg/h
Cobaiul de 750 g pierde	3,1 g/kg/h
Rața de 1200 g pierde	3,5 g/kg/h
Iepurele de 2000 g pierde	1,75 g/kg/h
Ciinele de 2500 g pierde	1,75 g/kg/h
Ciinele de 2800 g pierde	1,28 g/kg/h

În ceea ce privește timpul de supraviețuire: dintre mamifere, porcul trăiește fără hrană 34 de zile, ciinele 33, pisica 20, iepurele 13 și șoarecele 3; dintre păsări, vulturul trăiește fără hrană 30 de zile, rața 15, găina 14, porumbelul 11, iar vrabia 1.

Pentru animalele din aceeași specie rezistența la inaniție este cu atât mai mare cu cât ele sînt mai bătrîne: turturelele tinere rezistă 3 zile și cele adulte 10.

Ierbivorele sînt mai puțin rezistente la inaniție decît carnivorele: o pisică trăiește timp dublu comparativ cu un iepure de aceeași talie.

La om, modificările de inaniție au fost urmărite pe ajunorii de profesie: Succ i 30 zile, Tanner 40 zile și Merlati 50 zile. La om, durata perioadei de supraviețuire în inaniție este condiționată foarte mult de factorul psihic. La ajunorii de mai sus timpul a fost foarte lung, deoarece ei au știut că sînt în permanență sub control și la cel mai mic semn alarmant inaniția se întrerupea.

În cazul cînd lipsa de alimente se produce accidental, timpul de supraviețuire este mai scurt; așa este cazul în minele prăbușite, în cursul unor expediții polare, în cazul naufragiilor.

Subnutriția — insuficiența alimentară — se manifestă prin: slăbire (dispariția grăsimilor și reducerea masei musculare) și scăderea metabolismului bazal, constipație, micșorarea ficatului, hipotermie, anemie, hipotensiune, astenie, osteopatii, miocardite, poliurie, hipoglicemie. Aceste efecte sînt trecătoare dacă starea de subnutriție a fost scurtă — de cel mult cîteva luni. Ele devin grave și ireversibile dacă a durat peste 5—6 luni de zile și duc încetul cu încetul la moarte.

Chiar dacă subnutriția nu duce la moarte, ea are totuși consecințe grave: scade natalitatea și crește mortalitatea infantilă; crește mortalitatea și morbiditatea generală; scade capacitatea de muncă fizică și intelectuală.

Subnutriția poate fi datorată unei reduceri cantitative a alimentelor complete sau a lipsei numai a unor principii alimentare din nutriție, cum ar fi proteinele, acizii grași, vitaminele, glucidele etc.

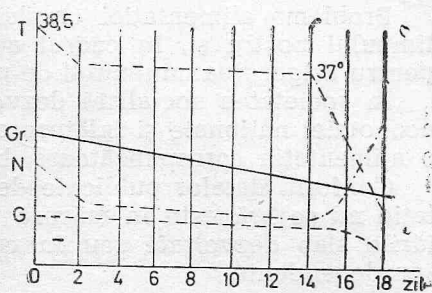


Fig. 291. Variația temperaturii corpului (T), a greutateii (Gr), a azotului excretat (N) și a glicemiei (G) în funcție de timpul de inaniție.

Problema alimentației omului este una din problemele majore ale timpului nostru și, în cadrul acesteia, un loc special îl ocupă lupta pentru asigurarea minimului de proteine necesar.

În societatea socialistă dezvoltarea planificată a tuturor ramurilor economiei naționale și înlăturarea exploatării asigură fiecărui cetățean o alimentație corespunzătoare, bazată pe norme științifice.

Conform datelor publicate de către F.A.O. în lume 50% din populație nu se hrănește în măsură satisfăcătoare și aceasta în special în țările slab dezvoltate sau în curs de dezvoltare, în țările coloniale sau dependente.

Partea a III-a

MECANISMELE REPRODUCERII

10.

FIZIOLOGIA REPRODUCERII

Mecanismele, condițiile și factorii reglatori ai reproducerii la diversele categorii sistematice de animale nevertebrate au fost studiate suficient de amănunțit în cadrul disciplinei „Zoologia nevertebratelor”. Prezentarea noastră de față se referă la încrângătura vertebratelor și cu precădere la clasa mamiferelor.

Dintre cele două moduri fundamentale — *reproducerea asexuată* și *reproducerea sexuată* — ultimul reprezintă mecanismul de bază al înmulțirii vertebratelor. Momentul esențial al acestui mecanism este unirea spermatozoidului cu ovulul, formarea oului și dezvoltarea acestuia.

Producerea celor două elemente sexuale, întâlnirea și unirea lor, ca și dezvoltarea embrionului nou format, este asigurată de către cele două sisteme de organe ale reproducerii — cel mascul și cel femel — care funcționează în strînsă interrelație cu celelalte sisteme ale organismului, ceea ce ne explică și toate modificările fiziologice contemporane diferitelor etape ale reproducerii (în metabolism, în activitatea reflexă, în activitatea nervoasă superioară) și chiar unele modificări de ordin morfologic.

Actele fiziologice ale reproducerii animalelor sînt strîns legate și de condițiile mediului extern. Uneori legătura aceasta este așa de strînsă și dependentă de condițiile de iluminare, de temperatură, de particularități ale climatului, încît capătă un ritm sezonier mult mai exprimat la organismul femel.

10.1. FUNCȚIONAREA APARATULUI REPRODUCĂTOR MASCUL

Funcția principală — spermatogeneza — este realizată de către glandele genitale masculine, testiculele; conductele genitale masculine (epididimul, canalul deferent, veziculele seminale, glandele Cowper),

ca și organele de acuplare (penisul și prostata) asigură introducerea spermatozoizilor și a lichidului spermatic în tractul genital femeii.

Particularitatea principală a spermatozoizilor, în afară de forma lor caracteristică speciilor, este că se pot deplasa activ prin mișcări ondulatorii sau de înșurubare datorită existenței unui sistem contractil în coada lor; activitatea acestuia poate fi mult influențată de temperatura mediului, de pH și de prezența glucidelor (în special fructoza din secreția prostatei).

Pătrunși în canalul deferent testicular, spermatozoizii se deplasează activ către veziculele seminale unde rămân pînă în momentul actului împerecherii (acuplării) cînd, prin mișcările ritmice ale pereților veziculelor, sînt expulzați împreună cu o cantitate de lichid vezicular, în canalul genitourinar comun, în uretră. În aceasta din urmă, lichidul vezicular cu spermatozoizii se amestecă cu secreția prostatei și a glandelor Cowper, dînd *sperma*. Numărul spermatozoizilor este enorm: omul ejaculează în cursul unei singure acuplări aproximativ 200000; dintre aceștia unul singur se unește cu ovulul în cursul fecundației.

În cursul realizării actului sexual, însămințarea organismului femeii este rezultatul funcționării a două acte reflexe: a) *erecția penisului* și b) *ejacularea*. Primul — un reflex parasimpatic — își are centrul în măduva sacrală (S_2-S_3) și constă în umplerea corpurilor cavernoși cu sînge; el este declanșat de mesaje informaționale senzitive, tactile, de la nivelul glandului și al corpului penisului. Al doilea este un reflex simpatic cu centrul în măduva lombară (L_1) și constă în contracția ritmică a veziculelor seminale și contracții spasmodice ale mușchilor cavernoși; și acest reflex își are originea în mesaje tactile, ritmice.

Introduși în conductul genital femeii, spermatozoizii se deplasează prin mișcările lor active pînă în trompele uterine unde are loc fecundația. Mișcarea lor este influențată puternic de pH-ul mediului, de prezența glucidelor și mai ales a fructozei, de temperatură. Viteza de înaintare este diferită de la o specie la alta; în medie la mamifere este de 3—5 mm/min, putînd atinge și 12 mm/min.

Reglarea activității testiculare. La om, la șobolan și la alte specii animale, spermatogeneza este continuă; eliminarea spermei cu spermatozoizi este însă discontinuă: ea se face în cursul acuplării. La alte vertebrate (de exemplu gîscan, rățoi etc.) funcția germinativă testiculară este periodică-sezonieră: perioade de activitate intensă alternează cu perioade de repaus cînd are loc o oprire completă a spermatogenezei și o atrofie testiculară.

La om, spermatogeneza începe la pubertate (14—16 ani) și se diminuează sau încetează între 50 și 70 de ani; în unele cazuri este prezentă însă și la 90 ani.

Dezvoltarea și menținerea activității germinative testiculare este realizată de către hormonul foliculostimulator (FSH) al adenohipofizei și de înșiși hormonii sexuali masculi (testosteronul și androsteronul) secretați de către celulele interstițiale testiculare (celulele Leydig; v. fig. 27). Funcția endocrină testiculară este foarte importantă pentru că ea asigură dezvoltarea și întreținerea caracterelor sexuale secundare masculine și întreaga activitate sexuală a masculului. Prezența hormo-

nilor sexuali în mediul intern, la om și la vertebratele superioare, determină o stare funcțională a sistemului nervos care, la acțiunea unor factori ecologo-sexuali din mediul extern, se manifestă prin excitație sexuală. Între acești factori și reacțiile reflexe sexuale se stabilesc relații de tip reflex-condiționat cu rol important în funcția de reproducere. Rolul lor se evidențiază mai ales după castrare când capacitatea de acuplare se menține multă vreme dacă extirparea testiculelor s-a făcut după desăvîrșirea maturității sexuale.

10.2. FUNCȚIONAREA APARATULUI REPRODUCĂTOR FEMEL

Participarea aparatului reproducător femel la realizarea funcției de reproducere în lumea animalelor este mult mai complexă decît a celui mascul. Pe lîngă producerea elementelor sexuale femele, ovulele, maturarea și apoi fecundarea lor, tractul genital feminin asigură formarea și dezvoltarea embrionului și fătului — gestația.

Glandele genitale feminine — ovarele — asigură formarea elementelor sexuale, ovulele, ca și maturarea lor împreună cu aceea a foli- culului de Graaf în care sînt cuprinse; conductele genitale feminine — trompele și uterul — sînt sediul fecundării ovulului de către spermatozoid cu formarea oului și apoi implantarea (nidarea) acestuia în mucoasa uterină, formarea și dezvoltarea embrionului; organele de acuplare feminine — vaginul, vulvele și clitorisul, cu glandele anexe corespunzătoare — asigură pătrunderea spermatozoizilor în conductul genital, ca și activitatea lor normală în el.

10.2.1. CICLURILE SEXUALE LA FEMEIE

În substanța corticală a ovarului (fig. 292) se află numeroși foliculi de Graaf în diferite stadii de dezvoltare (aproximativ 400000 pentru ambele ovare). Maturarea unui folicul constă, pe de o parte în creș-

terea ovulului pînă ce atinge un diametru de aproximativ 2 mm, iar pe de altă parte în proliferarea celulelor foliculare cu formarea discului proliger care înconjoară ovulul, a peretelui multistrat al foliculului și secreția lichidului folicular ce umple corpul foliculului; în același timp, foliculul în curs de maturare migrează către suprafața ovarului. În medie, la fiecare 30 zile are loc matura- rea cîte unui folicul, pe rînd, alternativ în cele două ovare, în așa fel încît numai un nu-

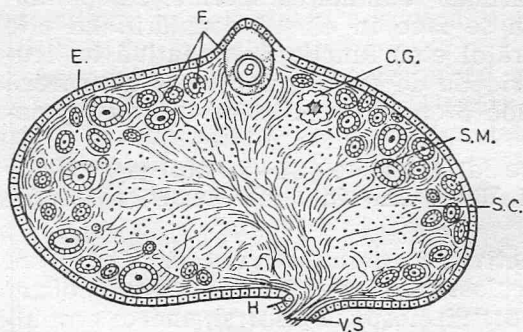


Fig. 292. Secțiune printr-un ovar :

E — epiteliu embrionar; F — foliculi de Graaf în diferite stadii de dezvoltare; C.G. — corp galben; S.C. — substanță corticală; S.M. — substanță medulară; H — hilul ovarului; V.S. — vase de sânge

măr de aproximativ 400 foliculi de Graaf ajung la maturitate în cursul vieții unei femei.

Foliculul de Graaf matur se rupe la momentul numit *ovulație*, ovulul se desprinde din „discul proliger” împreună cu unele din celulele care-l înconjoară și cade în cavitatea abdominală iar de aici pătrunde în trompele uterine; lichidul folicular — bogat în hormoni oestrogeni — trece și el în cavitatea abdominală.

După expulzarea ovulului, foliculul se transformă în corp galben de maturare, capabil de hormonogeneză feminină (progesteronică) temporară.

Toate fenomenele din ovar care debutează cu maturarea unui folicul și se încheie cu formarea corpului galben constituie ceea ce se numește un *ciclu ovarian*. În același timp se produc o serie de fenomene specifice în mucoasa peretelui uterin, în strinsă corelație cu cele din ovar și care în totalitatea lor alcătuiesc un *ciclu uterin*. Un ciclu ovarian împreună cu ciclul uterin corespunzător formează un *ciclu sexual* sau *ciclu menstrual* (fig. 293); în afară de om, el este prezent și la maimuțele antropoide.

Ciclurile menstruale au o durată medie de 28—30 zile dar ele pot fi mai scurte (începînd de la 21 zile) sau mai lungi (pînă la 40 zile); de cele mai multe ori durata lor este riguros constantă — sînt *ciclurile regulate*; alteori însă durata lor este variabilă — sînt *ciclurile neregulate*.

Activitatea sexuală a femeii începe la *pubertate* și încetează la *menopauză* (la vîrsta de 45—50 ani). Nu știm exact care este cauza și mecanismul prin care, la vîrsta de 12—16 ani, apare primul ciclu menstrual cu prima ovulație dar constatăm că aceasta coincide cu încetarea secreției hormonului de creștere (STH), involuția timusului și a epifizei; de asemenea se poate stabili o corelație între momentul apariției pubertății și condițiile mediului social. Menopauza se caracterizează prin încetarea eliminării hormonilor oestrogeni prin urină și creșterea nivelului gonadotropilor, încetarea ovulației și involuția lentă a organelor genitale și a mamelelor; adipozitate caracteristică, călduri, transpirații, instabilitate emoțională etc.

În evoluția normală a ciclului sexual, un moment important îl constituie ovulația care, pentru ciclul regulat de 28 zile, are loc în ziua a 14-a, iar pentru toate categoriile de cicluri cu 14 zile înainte de începutul ciclului următor. Ea este însoțită de schimbări, atît în comportamentul fiziologic, cît și în cel psihic al femeii: ușoare scurgeri sanguinolente, creșterea ușoară a temperaturii, o scădere a pulsului, hiperexcitabilitate etc.

Ciclul uterin începe cu faza de „*menses*” sau de *exfoliere* cînd, după o anemiere trecătoare a mucoasei uterine și o ușoară asfixiere a acesteia (în ultimele zile ale ciclului, ca urmare a unui anumit echilibru hormonal din mediul intern, are loc instalarea unui tonus constrictor al arteriolelor spiralate din peretele uterin), debitul circulator sanguin al mucoasei crește din nou concomitent cu o intensificare a motricității peretelui uterin. Urmarea este ruperea vaselor de sînge mici, hemoragie și exfolierea treptată a mucoasei uterine. În cele 3—5 zile cît durează perioada de *menses*, se elimină o cantitate

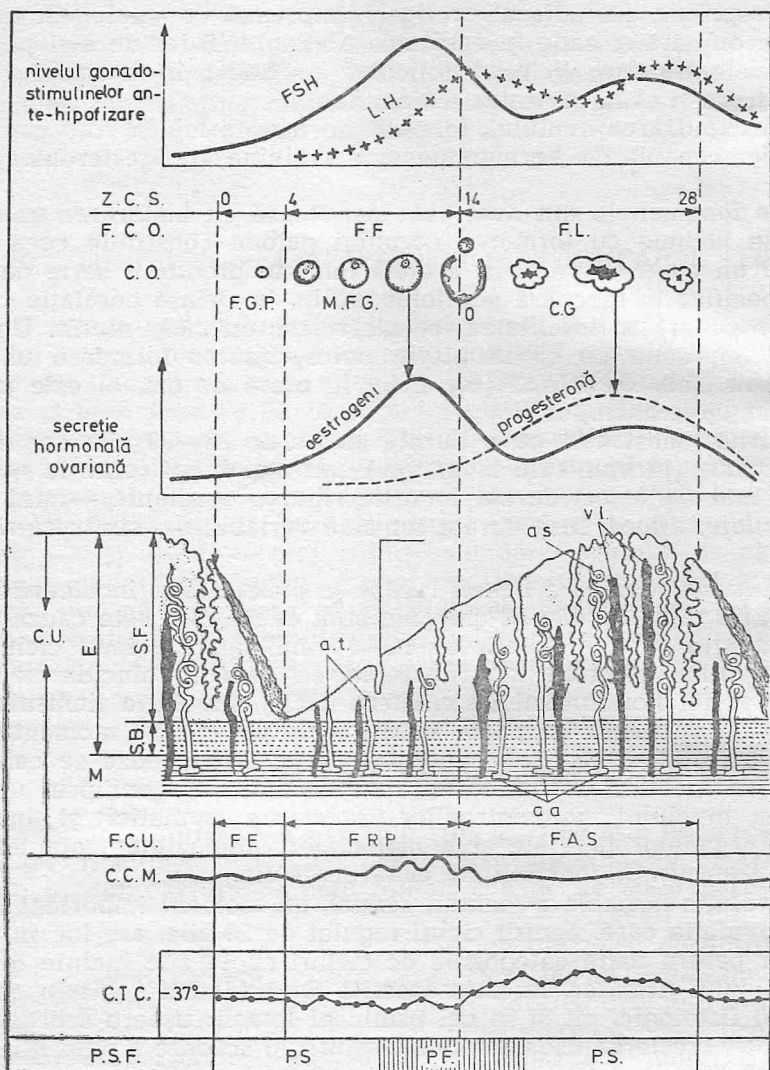


Fig. 293. Schema principalelor fenomene ale ciclului sexual la femeie:

Z.C.S. — zilele ciclului sexual; F.C.O. — fazele ciclului ovarian; C.O. — ciclul ovarian; F.F. — faza foliulinică; F.L. — faza luteinică; F.G.P. — folicul de Graaf primordial; M.F.G. — etape ale maturării foliculului; O — ovulația; C.G. — corp galben; C.U. — ciclul uterin; E — endometru; S.B. — strat bazal; S.F. — strat funcțional; M — miometru; a.t. — arteriolă terminală; a.a. — arteră arcuată; a.s. — arteriolă spiralată; v.l. — venule și lacune; F.C.U. — fazele ciclului uterin; F.E. — faza de exfoliere; F.R.P. — faza de reparare și proliferare; F.A.S. — faza de afinare și secretoare; C.C.M. — curba contracțiilor miometrelui; C.T.C. — curba temperaturii corporale; P.S.F. — perioadele de sterilitate (P.S.) și de fertilitate (P.F.).

de 50—250 ml sînge cu o coagulabilitate scăzută, mucus și hormoni oestrogeni. Acum se produc și unele modificări specifice în celelalte sisteme funcționale; o ușoară hiperfuncție tiroidiană, creștere a temperaturii corporale, a pulsului și a debitului cardiac, instabilitate emoțională; toate au la bază o modificare caracteristică a echilibrului hormonal.

Perioadei de exfoliere îi urmează *faza de proliferare și îngroșare* a mucoasei uterine care se încheie către ziua a 14-a a ciclului; din acest moment începe un proces de afinare a mucoasei, de creștere a vascularizației și debitului sanguin, glandele mucoasei secretă un mucus bogat în glicogen; este *faza secretoare* cînd condițiile sînt optime pentru a asigura implantarea oului și dezvoltarea lui; acum mucoasa uterină asigură formarea placentei și dezvoltarea embrionului.

Dacă ovulul nu a fost fecundat, are loc eliminarea lui în ultimele zile ale ciclului, anemiarea și ușoara asfiziare a mucoasei uterine și începutul unui nou ciclu însoțit de simptome generale, premenstruale: cefalee, senzație de tensiune în cavitatea pelviană, dureri adesea intense, congestie ușoară sau accentuată a mucoaselor nazală, bucală, faringiană. În ovar, corpul galben de maturare regresează și se transformă în corp alb.

10.2.2. CICLURILE SEXUALE ALE FEMEELOR MAMIFERELOR

Activitatea sexuală a femelelor mamiferelor se desfășoară în două faze: a) *faza sexuală*, caracterizată prin apariția „căldurilor” și tendința spre acuplare; b) *faza reproductivă* cu gestația și hrănirea tineretului nou-născut.

Ciclurile sexuale ale mamiferelor se numesc și *cicluri oestrale*. Unele specii sînt monociclice — au o singură perioadă de activitate sexuală (de rut) într-un an (marmota, liliacul și unele mamifere sălbatice); altele au două cicluri pe an (cățeaua, pisica); o a treia categorie sînt policiclice: șobolanca, cobăița, șoriceoaica, ca și femelele mamiferelor domestice (iapa, oaia, vaca, scroafa). De asemenea, durata ciclurilor sexuale este diferită: 36 zile la cimpanzeu, 21 zile la scroafă, 20 zile la vacă, 16 zile la oaie, 15 zile la cobăiță, 4—6 zile la șobolancă. La iepuroaică și la pisică cu toate că foliculii pot fi maturi, ovulația nu se produce decît după acuplare sau după o excitare sexuală intensă (la iepuroaică după 12—16 ore iar la pisică după 26 ore).

Fiecare ciclu sexual a fost subdivizat în patru stadii:

— stadiul pregătitor — *prooestru* — care coincide cu dezvoltarea și maturarea foliculilor în ovar; acum crește nivelul oestrogenilor în sînge, uterul se mărește iar epiteliul vaginal se îngroașă;

— stadiul căldurilor — *oestru* — cînd în ovar are loc ovulația; mucoasa uterină se îngroașă la maximum iar în vagin apare un strat de celule cornificate; acum femela lasă să se apropie masculul. Durata căldurilor ține în medie 1—2 zile la rumegătoare, 2—3 zile la scroafă, 5—6 zile la iapă și măgăriță, 9—14 zile la cățea și pisică. Dacă ovulul a fost fecundat, ciclul sexual se stinge și apare numai după fătare.

La animalele sălbatice perioadele de călduri au un caracter strict periodic care a dispărut la mamiferele domestice datorită schimbării condițiilor lor de viață;

— stadiul de după călduri — *metaoestru* — se instalează când nu a avut loc fecundarea; acum femela este liniștită; în ovar se formează corpi galbeni; uterul scade în grosime; epiteliul vaginal se subțiază;

— stadiul repausului între două sezoane sexuale — *anoestru, dioestru* — caracterizat prin involuția corpilor galbeni; uterul este mic și slab vascularizat iar epiteliul vaginal este subțire; durata lui este variabilă: 21—23 zile la iapă, 18—24 zile la vacă, 15—19 zile la oaie, 18—22 zile la scroafă etc.

10.2.3. PERIOADE DE FERTILITATE ȘI DE STERILITATE

Ținând seama de momentul ovulației și de condițiile necesare fecundării ovulului, organismul femeiesc este fertil numai într-o perioadă a ciclului sexual. Pentru a putea stabili cel puțin cu aproximație perioada de fertilitate trebuie să se țină seama de următoarele date: durata ciclului și momentul ovulației; dacă ciclurile sînt regulate sau neregulate; timpul de supraviețuire a ovulului din momentul căderii lui în cavitatea abdominală; timpul de supraviețuire a spermatozoizilor în tractul genital feminin.

Cunoscînd că ovulul este apt de fecundare timp de 24 ore din momentul ovulației și că spermatozoizii își păstrează vitalitatea timp de 2—5 zile de la data acuplării, la un organism femeiesc cu ciclu regulat de 28 zile, perioada fertilă va fi cuprinsă între zilele a 9-a și a 19-a a ciclului; în rest este perioadă sterilă (v. fig. 293); abaterile pot atinge 25—30%.

Este posibil să se stabilească durata perioadei fertile și în cazul ciclurilor regulate cu o durată mai mare decît 28 de zile, dacă se ține seama că ovulația se produce cu 14 zile înaintea ciclului următor. De asemenea, se poate stabili perioada fertilă și în cazul ciclurilor neregulate folosindu-se un dispozitiv de carton ca cel din figura 294 cu care se lucrează astfel:

— în cazul unui ciclu regulat de 31 zile, de exemplu, se aduce coloana III față de II în așa fel încît cifra 31 din fiecare să fie la același nivel; acum cifra din coloana I (cifra 13) de la același nivel indică prima zi fertilă iar cifra corespunzătoare din coloana IV (cifra 20) indică ultima zi;

— în cazul unui ciclu neregulat care oscilează între 27 și 34 zile, se așază la același nivel cifrele 27 din coloana II și 34 din coloana III; acum cifra 9 din coloana I și 23 din coloana IV arată prima și ultima zi a perioadei fertile.

La femelele mamiferelor, perioada fertilă este aceea de rut sau călduri (stadiul de oestru); ea se poate stabili după comportamentul general al animalului, la mamiferele mai mari domestice; la mamiferele mici

de laborator se stabilește după tabloul microscopic al secreției vaginale (după tehnicile curente).

10.2.4. REGLAREA ACTIVITĂȚII APARATULUI REPRODUCĂTOR FEMEL

Activitatea sexuală feminină este reglată și întreținută extrem de fin de către un mecanism neurohormonal complex, cu centrul în hipotalamus, care funcționează pe baza unor mesaje informaționale chimice și nervoase cu originea în schimbările compoziției mediului intern (în special variația nivelului hormonilor) ca și a celui extern. Din studierea figurilor 27 și 293 se pot stabili factorii reglatori de bază.

10.2.5. FECUNDAȚIA ȘI GESTAȚIA

Fecundația. Unirea ovulului matur cu spermatozoidul are loc în prima treime a trompelor uterine. În unele cazuri rare, fecundarea ovulului se poate face și în cavitatea abdominală iar oul format se implantează în peritoneu dînd sarcina extrauterină.

În cursul realizării fenomenului complex al fecundării se pot stabili trei etape importante:

— la început ovulul este asaltat de un număr mare de spermatozoizi care, cu ajutorul unei hialuronidaze specifice, lizează celulele ce-l înconjoară (resturile din discul proliger); în afara faptului că participă un număr mare de spermatozoizi, această etapă se mai caracterizează și prin aceea că poate fi realizată și de spermatozoizi de altă specie. Această din urmă particularitate are importanță foarte mare pentru practica în-sămînțării artificiale;

— în etapa următoare are loc străpungerea membranei pelucide a ovulului de către un spermatozoid viguros numai din aceeași specie. Ea mai prezintă și următoarele particularități: străpungerea membranei se poate face prin orice zonă a ei; excitația realizată prin străpungere este puternică și determină eliminarea celui de al doilea globul polar; în jurul locului prin care a fost eliminat globulul polar, se adună un număr mare de spermatozoizi;

				B	
				21	10
				22	11
A	I.	II	III	IV	
	Prima zi fecundă	Ciclu scurt	Ciclu lung	Ultima zi fecundă	
	3	21	28	17	
	4	22	29	18	
	5	23	30	19	
	6	24	31	20	
	7	25	32	21	
	8	26	33	22	
	9	27	34	23	
	10	28	35	24	
	11	29	36	25	
	12	30	37	26	
	13	31	38	27	
	14	32	39	28	
	15	33	40	29	
	16	34	41	30	
	17	35	43	31	
	18	36			
	19	37			
	20	38			
	21	39			
	22	40			
	23	41			
	24	42			
				Ciclu menstrual	
				perioada fertilă	

Fig. 294. Schema dispozitivului din carton pentru stabilirea duratei perioadei fertile și a celei sterile:

A — partea fixă; B — partea mobilă față de A.

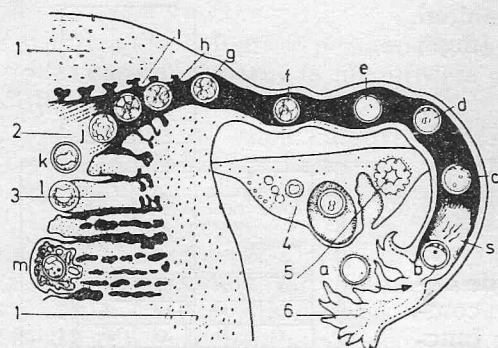


Fig. 295. Drumul ovulului din ovar în trompă și a oului prin trompă pînă în uter :

1 — peretele uterin; 2 — cavitatea uterină; 3 — mucoasa uterină; 4 — ovar cu un folicul de Graaf matur; 5 — corp galben; 6 — trompa uterină; a — oul matur după ovulație; b — oul în curs de fecundare; s — spermatozoizi; c-f — etape ale formării oului și începutul segmentării; g-l — ajuns în uter se implantează în mucoasă; m — au început deja să se formeze învelișurile foetale.

În etapa a treia, un alt spermatozoid viguros reușește să pătrundă în citoplasma ovulului unde au loc procesele complexe ale asimilației reciproce, în special a nucleilor lor, formîndu-se oul.

Gestația. Din momentul formării lui, oul începe procesul de segmentare în timp ce coboară de-a lungul trompei pînă în cavitățile uterină (fig. 295). La femeie, timpul acesta este de 8 zile; la iapă și cățea este de 10 zile; la alte mamifere este de 3 zile.

În stadiul de morulă, cînd ajunge în uter, embrionul are la exterior o zonă pelucidă sub care se găsește un strat de blastomere (trofoblastul sau foița nutritivă)

iar la interiorul lui este embrioblastul (foița embrionară) din care se dezvoltă embrionul. Trofoblastul asigură nutriția embrionului în primele etape ale vieții lui. Zona pelucidă se poate resorbi și embrionul, învelit numai în trofoblast, se implantează în mucoasa uterină care este afinată, bogat vascularizată și cu glandele secretoare în plină activitate. După nidare se continuă dezvoltarea embrionului cu formarea placentei și a tuturor anexelor caracteristice.

Placenta formată devine astfel organul nutriției și respirației embrionului și apoi a fătului: ea aduce în sîngele embrionului oxigen, substanțe organice solubile, săruri minerale, vitamine, hormoni din sîngele matern și asigură eliminarea în acesta a produșilor de catabolism. De asemenea, placenta are de la început o funcție hormonogenă foarte importantă secretînd hormonii placentari de tipul oestrogenilor și a progesteronei.

Uterul este sediul unor modificări morfologice și fiziologice, caracteristice diferitelor etape ale gestației, care asigură dezvoltarea și creșterea normală a noului organism, iar la sfîrșit expulzarea acestuia. Toate aceste modificări se fac sub acțiunea reglatoare a sistemului nervos și hormonal.

Corpul galben de maturație se transformă în corp galben de gravitate care continuă să secrete progesteronă pînă în luna a 4-a sau a 5-a de sarcină cînd intră într-un proces de involuție lentă.

Modificările în afara sferei genitale sînt de asemenea caracteristice gestației:

— în sfera endocrină, are loc o hipertrofie a adenohipofizei dar conținutul în hormoni gonadotropi secretați de aceasta scade; tiroida și suprarenalele cresc în volum, iar involuția timusului este exagerată;

— în metabolismul femeii gravide predomină anabolismul și multe substanțe sînt reținute acum de către făt: mai ales în ultimile trei luni

ale sarcinii, efortul metabolic suportat de organismul matern este foarte mare: fătul depune acum 75% din proteinele corpului său, 93% din grăsimea sa, 65% din calciu, 68% din fosfor, 80% din fier, ceea ce face ca greutatea să-i crească la 75% din cea definitivă;

— se produc modificări ale unor constante sanguine: o scădere a rezervei alcaline care determină o ușoară hiperventilație pulmonară; o epuizare rapidă a glicogenului; o creștere a lipemiei (inclusiv a colesterolului plasmiei); la sfârșitul sarcinii poate apărea albuminurie și o ușoară glucozurie;

— se mai produc modificări specifice ale glandelor mamare și ale pigmentației tegumentului.

Durata gestației, la femeie este în medie de 280 zile (sau 40 săptămîni) începînd din prima zi a ultimului ciclu sexual; au fost cazuri cînd a ținut numai 250 zile sau s-a prelungit chiar la 330 zile. La femelele mamiferelor, durata gestației este caracteristică diferitelor specii: la cele de talie mare este mai lungă decît la cele de talie mică (340 zile la iapă, 150 zile la oaie, 58 zile la pisică și 30 zile la iepuroaică).

Nașterea — expulzarea fătului. Este un act fiziologic complex realizat prin contracțiile puternice și ritmice ale musculaturii peretelui uterin, declanșate și întreținute de un mecanism reglator neurohormonal ce funcționează pe o bază informațională complexă; în acest mecanism, un rol important revine ocitocinei și oestrogenilor placentari care sensibilizează musculatura uterină la acțiunea hormonului posterohipofizar.

Odată cu expulzarea fătului și a anexelor placentare, concentrația oestrogenilor și progesteronei în sînge scade, ceea ce duce la declanșarea secreției de prolactină adenohipofizară cu acțiune asupra funcționării glandelor mamare.

10.3. PARTICULARITĂȚI FIZIOLOGICE ALE FĂTULUI ȘI ALE NOULUI NĂSCUT

Încă din primele momente ale formării sale, embrionul mamiferelor și omului prezintă schimburi cu organismul matern care asigură astfel trei funcții principale: *nutriția* cu substanțe alimentare, săruri minerale și biocatalizatori; *respirația* prin asigurarea oxigenului necesar și eliminarea bioxidului de carbon; *excreția* produșilor de catabolism.

Datorită unei permeabilități specifice a epiteliului ce separă lacunele sanguine maternelle (din decidua bazală) de sîngele din capilarele coriale ale fătului, la nivelul placentei substanțele alimentare și oxigenul trec din sîngele matern în acela al embrionului iar produșii de excreție trec în sens invers, fără să fie vorba de un amestec al sîngelui.

Circulația fătului prezintă diferențe importante față de adult care sînt legate de existența circulației placentare și de absența funcției respiratoare pulmonare; acum și circulația în sistemul vascular pulmo-

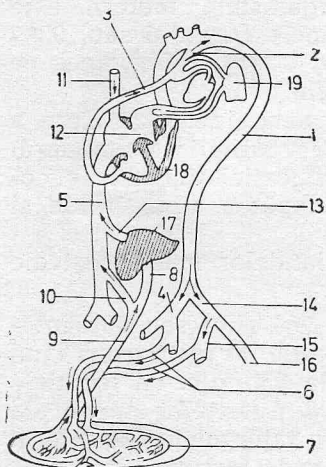


Fig. 296. Schema sistemului cardio-vascular al fătului:

1 — artera aortă; 2 — canal arterial ce leagă artera aortă cu artera pulmonară (3); 4 — aorta ombilicală; 5 — vena cavă inferioară și superioară (11); 6 — arterele ombilicale; 7 — placenta; 8 — vena portă; 9 — vena ombilicală; 10 — canalul venos al lui Arantius; 12 — orificiul interatrial al lui Botall; 13 — vena suprahepatică; 14 — artera iliacă primară; 15 — artera iliacă internă și externă (16); 17 — ficatul; 18 — inima; 19 — plămânii.

nar este mult redusă. Pe schema din figura 296 se pot urmări câteva din particularitățile sistemului cardio-vascular al fătului: existența celor două artere ombilicale și a venei ombilicale ce asigură legătura cu placenta; existența canalului Arantius prin care, o bună parte din sângele oxigenat venit prin vena ombilicală, trece direct în vena cavă inferioară ocolind ficatul; prezența orificiului Botall prin care sângele trece din atricul drept în cel stâng și de aici în ventriculul stâng și în artera aortă. În momentul nașterii are loc întreruperea circulației prin vasele ombilicale și deschiderea largă a circulației pulmonare, închiderea orificiului Botall ceea ce are drept urmare separarea inimii drepte de inima stângă și dispariția canalului Arantius.

Trebuie să mai specificăm că aria vasculară cefalică se consolidează prima și aceasta în strînsă interdependență cu dezvoltarea rapidă a creierului.

Respirația fătului este asigurată prin difuziunea oxigenului din sângele mamei la nivelul placentei și trecerea, în sens invers, a bioxidului de carbon. Existența acestui schimb este confirmată de variația nivelului celor două gaze în sângele mamei și a fătului:

— sângele arterial ce vine la uter este saturat cu oxigen în proporție de 95% iar cel venos care pleacă este numai 60%;

— sângele venos din arterele ombilicale ale fătului, care vine la placenta, este saturat cu oxigen 15—45% pe cînd cel care pleacă prin vena ombilicală este 70—80% saturat cu oxigen.

Funcționarea sistemului respirator al copilului începe numai după naștere odată cu prima respirație care este și primul tipăt scos de către copil și determinat de doi factori: ușoara hipoxie și hipercapnie ca urmare a întreruperii legăturii circulatorii sanguine cu corpul mamei; excitațiile termice și mecanice tegumentare provocate de ieșirea în mediul ambiant mai rece decît corpul mamei și de aplicarea unor lovituri ușoare.

Activitatea reflexă. În timpul vieții intrauterine, aceasta se exteriorizează prin mișcări reflexe locale sau generalizate: la început sînt numai mișcări ale capului și ale membrelor superioare și numai mai tîrziu apar mișcări mai generalizate. La naștere există un număr restrîns de reflexe vegetativ-nutritive bine consolidate: reflexul mișcărilor respiratorii, al suptului, al vomei, cel de funcționare al laringelui, al secreției sucurilor digestive, al motricității tractului gastro-intestinal cu defecația, ca și cel al micțiunii.

Dezvoltarea creierului prezintă câteva etape foarte semnificative. Primele trei luni ale vieții intrauterine constituie perioada embrionară în cursul căreia își câștigă forma sa definitivă. Urmează perioada de creștere a encefalului care se va termina la sfârșitul primilor doi ani de viață extrauterină; în cursul celei de a patra și a cincea lună de viață intrauterină este o perioadă de multiplicare a neuroblastelor astfel că la sfârșitul acesteia omul este în posesia numărului total de celule nervoase pe care-l va avea la vârsta adultă, deși evoluția acestor celule nu este terminată; etapa următoare este de multiplicare a celulelor gliale care se situează în prima jumătate a perioadei de creștere cerebrală; celulele gliale participă apoi, în măsură însemnată, la procesul de mielinizare a fibrelor nervoase ale neuronilor. În fine, ultimul eveniment în dezvoltarea creierului îl constituie formarea arborelui dendritic al neuronilor corticali care începe imediat după naștere și se desăvârșește către vârsta de doi ani (fig. 297).

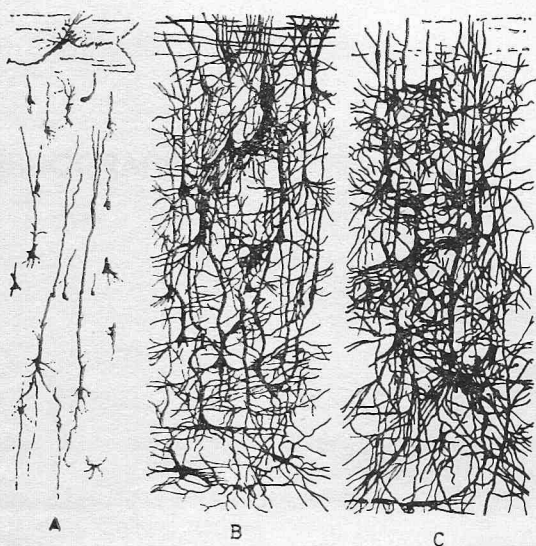


Fig. 297. Schema dezvoltării arhitecturii arborelui dendritic al neuronilor corticali:

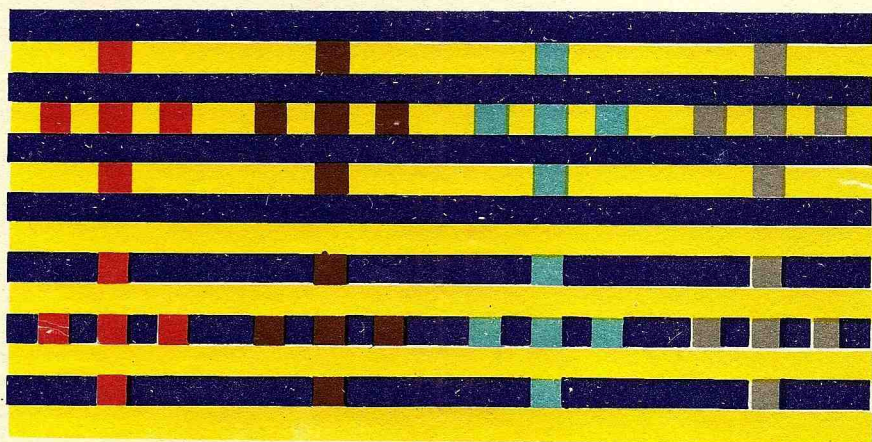
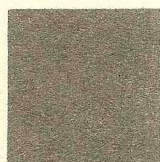
A — la naștere; B — la 15 luni; C — la doi ani

Cunoașterea aprofundată a acestor probleme despre fiziologia fătului și a noului născut, mai ales acelea privitoare la dezvoltarea creierului, are o importanță practică uriașă. Pe tot parcursul dezvoltării, în timpul vieții intrauterine și a primilor ani ai copilăriei, creierul omului este foarte sensibil la condițiile mediului ambiant și în special la cele alimentare. Dezvoltarea sa finală poate să depindă de calitatea acestora: dacă sînt rele vor putea provoca tulburări și deficite cerebrale definitive. Perioadele „critice”, determinante ale dezvoltării cerebrale (care au fost arătate sumar mai sus) constituie și momentele în care acesta este mai vulnerabil.

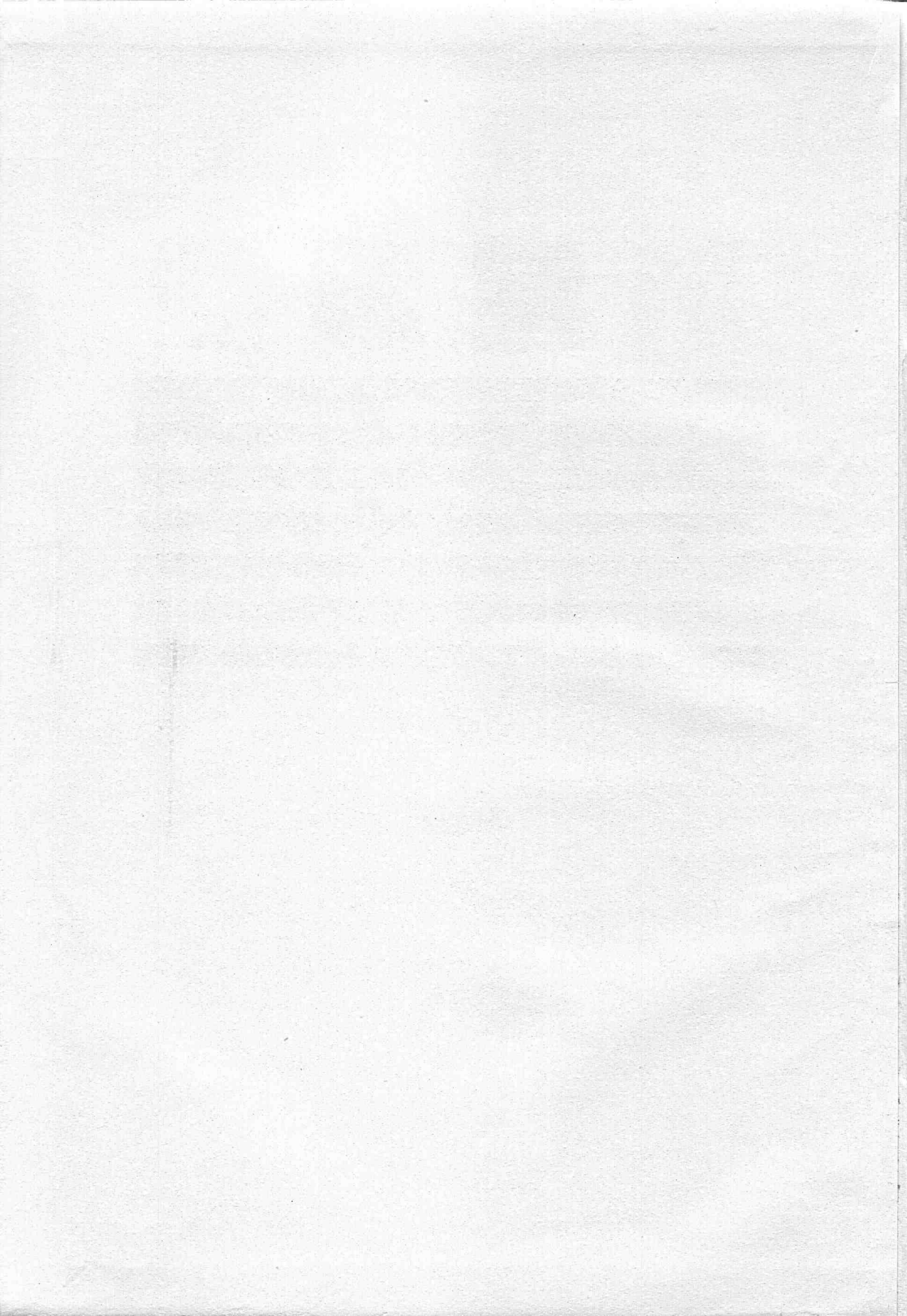
BIBLIOGRAFIE

- Anokhine, P. *Biologie et neurophysiologie du réflexe conditionnée*. Moscou, Edit. Mir, 1975.
- Baciu, I. *Fiziologie*. București, Editura didactică și pedagogică, 1970.
- Baciu, I. *Cum funcționează creierul*. Cluj-Napoca, Editura Dacia, 1974.
- Barnett, S. A. „Instinct” și „Inteligență”. București, Editura Științifică, 1973.
- Bittman, E. *Cibernetică și biologie. Servomecanisme homeostazice*. București Editura Științifică, 1974.
- Brèsse, G. *Morphologie et physiologie animale*. Paris, Edit. Larousse, 1968.
- Burton, A. C. *Physiologie et biophysique de la circulation*. Paris, Masson et C-ie, Editeurs, 1968.
- Ceccatty, M. de. *La vie de la cellule à l'homme*. Paris, Edit. du Seuil, 1962.
- Comroe, J. H. *Physiologie de la respiration*. Paris, Masson et C-ie, Editeurs, 1972.
- Davenport, H. W. *Physiologie de l'appareil digestif*. Paris, Masson et C-ie, Editeurs, 1968.
- Delmas, A. *Voies et centres nerveux*. 9^e édition. Paris, Masson et C-ie, Editeurs, 1970.
- Fabre, R. et Rougier, G. *Physiologie médicale*. 3^e édition, Paris, Librairie Maloine S.A., 1957.
- Florey, E. *Lehrbuch der Tierphysiologie*. Stuttgart, Georg Thieme Verlag, 1970.
- Groza, P. *Fiziologie umană*. București, Editura medicală, 1974.
- Guyton, A. C. *Structure and Function of the Nervous System*. Philadelphia, Saunders Comp., 1972.
- Hăulică, I. *Sistemul nervos vegetativ. Anatomie și fiziologie*. București, Editura Medicală, 1975.
- Penzlin, Heinz. *Kurzes Lehrbuch der Tierphysiologie*. Jena, Edit. Fischer, 1970.
- Pitts, R. F. *Physiologie du rein et du milieu intérieur*. Paris, Masson et C-ie, Editeurs, 1970.
- Policard, A. *Eléments de physiologie cellulaire*. Paris, Masson et C-ie, Editeurs, 1966.
- Pora, A. E., Roșca, D. I. *Curs de fiziologia animalelor și omului*. Partea I—II, ediția 2-a. București, Editura didactică și pedagogică (lito). 1961.
- Pütter, A. *Vergleichende Physiologie*. Jena, G. Fischer, 1911.
- Roger, G. -H., Binet, L. *Traité de physiologie normale et pathologique*. Tome IX—X, Paris, Masson et C-ie, Editeurs, 1935.

- Roșca, D. I. *Probleme de zootiziologie celulară*. București, Editura Academiei Republicii Socialiste România, 1969.
- Ruch, T. C., Fulton, J. F. *Fiziologie medicală și biotizică*. București, Editura Medicală, 1963.
- Rüdiger, W. *Lehrbuch der Physiologie*. Berlin, VEB Verlag Volk und Gesundheit, 1971.
- Rybak, B. *Cours de zoophysiologie*. Tome II. Paris, Gauthier-Villars et C-ie, 1962.
- Șanta, N., P. Jitariu. *Fiziologia animalelor și omului*. București, Editura didactică și pedagogică, 1970.
- Tepperman, J. *Physiologie endocrine et métabolique*. Paris, Masson et C-ie, Editeurs, 1969.
- Tremolieres, J., *Biologie générale*. Tome 1—4. Paris, Dunod, 1969—1972.
- Wright, S. *Physiologie appliquée à la médecine*. 12 édition. Paris, Flammarion Médecine-Sciences, 1973.
- * * * *Cahieres de biologie*. Paris, Masson et C-ie, Editeurs, 1970.
- * * * *Lehrbuch der Physiologie*. Berlin, VEB Verlag Volk und Gesundheit, 1971.
- * * * *Manual de fiziologie*. Sub redacția K. M. Bikov. București, Editura Medicală, 1957.
- * * * *Mécanismes d'actions intracellulaire des hormones*. Sous la direction de R. Vokaer. Paris, Masson et C-ie, Editeurs, 1970.



PLANŞA I



Tram 4500 Lm. 2/2 80 Jours
Com. de l'Etat 30.75 P. 1
Affaire 10000 80 2000 10000
Don de l'Etat 29.75 1000 1000
N. 1000 2500

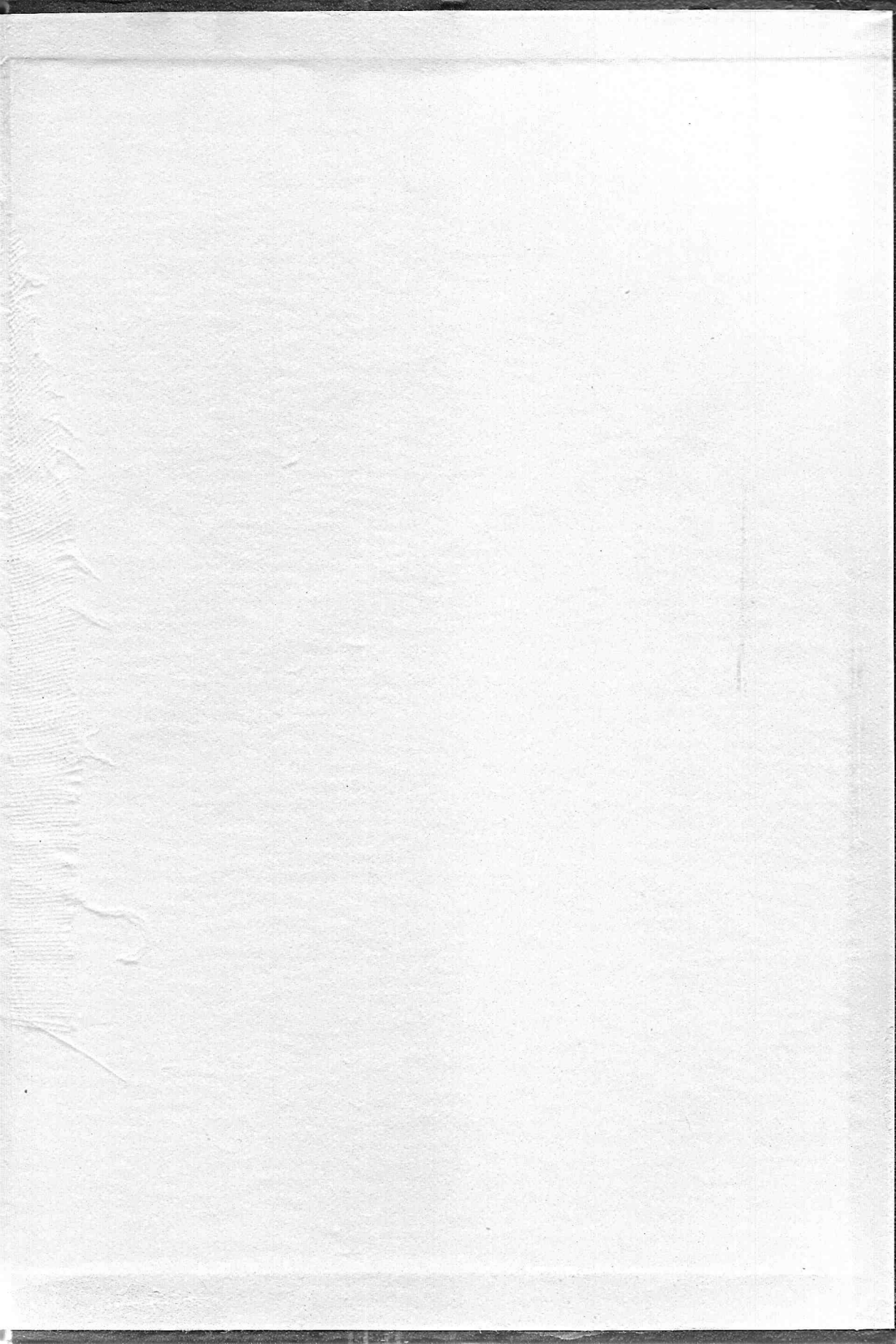


Tram 4500 Lm. 2/2 80 Jours
Com. de l'Etat 30.75 P. 1
Affaire 10000 80 2000 10000
Don de l'Etat 29.75 1000 1000
N. 1000 2500

Tiraj: 4500 Ex. S.P. 80 legate
Coli de tipar: 30,25 Planșe 1
Hîrtia: ilustrată 80 gr/m². Format: 16/70×100^o
Bun de tipar: 29.VIII.1977 Ediția 1977
Nr. plan: 5599



Întreprinderea Poligrafică Cluj
Str. Brassai Nr. 5—7
Municipiul Cluj-Napoca
Republica Socialistă România
Comanda Nr. 269/1977



LCi 24.60